

**Toxische und nicht-toxische Cyanobakterien in Gewässern
der Scharmützelseeregion:**

**Ihr Vorkommen in Gewässern unterschiedlicher Trophie und Morphometrie
und Steuermechanismen ihrer Dynamik in polymiktischen Flachseen**

Von der Fakultät für Umweltwissenschaften und Verfahrenstechnik
der Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus zur Erlangung
des akademischen Grades eines

Doktor der Naturwissenschaften

genehmigte Dissertation

vorgelegt von

Diplom-Biologin

Claudia Wiedner

aus Wiesbaden

Gutachter/innen: 1. Prof. Dr. B. Nixdorf
 2. Prof. Dr. G. Wiegleb
 3. Prof. Dr. H. Schubert

Tag der mündlichen Prüfung: 25.06.1999

Toxische und nicht-toxische Cyanobakterien in Gewässern der Scharmützelseeregion: Ihr Vorkommen in Gewässern unterschiedlicher Trophie und Morphometrie und Steuermechanismen ihrer Dynamik in polymiktischen Flachseen

Ziel dieser Arbeit war zum einen, für 10 Gewässer unterschiedlicher Trophie und Morphometrie in der Scharmützelseeregion zu ermitteln, welche Cyanobakterien mit welchem Anteil am Phytoplanktonbiovolumen auftreten. Zum anderen galt es, Steuermechanismen der Phytoplanktodynamik in 3 polymiktischen Flachseen zu klären, wobei Effekte von Durchmischung mit Sedimentresuspension in Enclosure-Experimenten ermittelt wurden. Begleitend sollte geklärt werden, wie hoch die Microcystin- und Anatoxin-a-Konzentrationen in den Gewässern sind, auf welche Cyanobakterien sie sich zurückführen lassen und welche Faktoren die Entwicklung toxischer Cyanobakterien bzw. die Toxinproduktion beeinflussen.

Das Phytoplankton der 10 Gewässer war während der Sommermonate durch Cyanobakterien dominiert. In dimiktischen Gewässern trat *Limnothrix* spp. als dominante Art auf, in polymiktischen Flachseen entweder *Limnothrix* spp. oder *Planktothrix agardhii*. Maßgebliche Anteile am Biovolumen der Cyanobakterien hatten außerdem Arten der Ordnung Nostocales, *Aphanizomenon* spp., *Anabaena* spp., *Anabaenopsis* spp. und *Cylindrospermopsis raciborskii*. *C. raciborskii* ist ein Neophyt aus tropischen Regionen, für den ein weiter zunehmender Anteil am Phytoplanktonbiovolumen bis hin zu sommerlichen Dominanzen in flachen, von *Limnothrix* spp. dominierten Gewässern möglich erscheint. In den polymiktischen Flachseen wurde die Entwicklung der Nostocales im Frühjahr begünstigt durch niedrige Nitrat- und Ammonium-Konzentrationen, die durch N₂-Fixierung bei hoher Lichtintensität ausgeglichen wurden. Limitierend auf ihre Entwicklung wirkten sich im Sommer das Phosphorangebot sowie die Lichtintensität aus. Die Entwicklung von *P. agardhii* als auch die von *Limnothrix* spp. wurde gegenüber den Nostocales mit abnehmender Lichtintensität begünstigt, wobei die Verminderung der Lichtintensität bis zu ihrem Populationsmaximum durch sie selbst mitverursacht wurde. Anhaltende Dominanzen von *P. agardhii* waren im Vergleich zu denen von *Limnothrix* spp. mit höheren TP-Konzentrationen verbunden. In einem Enclosure-Experiment konnte gezeigt werden, daß bei Durchmischung mit Sedimentresuspension Phosphor- und Stickstoff-Pulse erzeugt werden, die langfristig in höheren Gesamtnährstoff-Konzentrationen resultierten als bei andauernder Stagnation der Wassersäule. Dies begünstigte die Entwicklung von *P. agardhii* gegenüber der von *Limnothrix* spp. In dem unterschiedlichen Effekt von Nährstoffpulsen auf die Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. wird die Ursache für die Beschränkung im Vorkommen von *P. agardhii* auf größere windexponierten Flachseen gesehen, in denen natürlicherweise auftretende Nährstoffpulse in Folge von Durchmischung mit Sedimentresuspension häufiger sind. Dagegen können Dominanzen von *Limnothrix* spp. in tiefen dimiktischen Gewässern auftreten und in kleineren Flachseen, in denen Nährstoffpulse in Folge von Durchmischungsereignissen seltener sind. Anatoxin-a wurde in 5 und Microcystin in 8 von 10 Gewässern nachgewiesen, dabei konnte ersteres auf *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. zurückgeführt werden und letzteres auf *P. agardhii*. Gleichzeitig konnte gezeigt werden, daß *Limnothrix* spp. weder Anatoxin-a noch Microcystin produzieren. Aus den Enclosure-Experimenten ging hervor, daß zunehmende Stickstoffkonzentration und/oder abnehmende Lichtintensität zu einer gesteigerten Microcystin-Produktion von *P. agardhii* führt oder die Entwicklung von toxischen Stämmen begünstigt.

Inhalt

1	Einleitung	1
2	Material und Methoden	6
2.1	Die Untersuchungsgewässer	6
2.2	Meteorologische Daten	6
2.3	Beprobungsintervall und Probenahmestellen	6
2.4	Messung der hydrochemischen und –physikalischen Parameter	8
2.5	Messung der Sichttiefe und Lichtintensität	8
2.6	Chlorophyll <i>a</i> -Fluoreszenzmessung	9
2.7	Pobenahme	10
2.8	Nährstoffanalysen	11
2.9	Chlorophyll <i>a</i> -Bestimmung	11
2.10	Quantitative und qualitative Phytoplanktonanalyse	12
2.11	Toxinanalysen	13
2.12	Enclosure-Experimente	14
2.12.1	Enclosure Konstruktion	14
2.12.2	Experimentelles Design	15
2.12.3	Beprobung	15
2.12.4	Messung der Nährstoffpulse und der vertikalen Nährstoffgradienten	17
2.12.5	Messung zur diurnalen Rhythmik von Temperatur, Sauerstoff, pH-Wert und Chlorophyll <i>a</i> -Fluoreszenz	17
3	Ergebnisse und Diskussion	18
3.1	Screening zum Vorkommen von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien in zehn Gewässern der Scharmützelseeregion	18
3.1.1	Allgemeine Charakterisierung des Phytoplanktons unter besonderer Berücksichtigung der Cyanobakterien	18
3.1.2	Besonderheiten im Vorkommen und der Dominanz von Cyanobakterien	24
3.1.2.1	Dominanzen von <i>Planktothrix agardhii</i> und <i>Limnothrix</i> spp.	24
3.1.2.2	Vorkommen und Abschätzung des Entwicklungspotentials von <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	25
3.1.3	Microcystin-Konzentrationen und microcystinbildende Cyanobakterien	27
3.1.4	Anatoxin-a-Konzentrationen	30
3.2	Fallbeispiele zur Dynamik von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien in drei polymiktischen Flachseen in Relation zu abiotischen Faktoren	31
3.2.1	Vergleich der Phytoplanktodynamik in den drei Gewässern	31
3.2.2	Welche Faktoren begünstigen die Entwicklung von Cyanobakterien im Vergleich zu eukaryotischen Phytoplanktern ?	34
3.2.2.1	Nährstoffkonzentrationen	34

3.2.2.2 Lichtbedingungen	41
3.2.2.3 Temperatur	47
3.2.2.4 pH-Wert	48
3.2.3 Welche Faktoren steuern die Dynamik der verschiedenen Cyanobakterien ?	50
3.2.3.1 Dynamik der Nostocales in Relation zu abiotischen Faktoren	50
3.2.3.2 Dynamik von <i>P. agardhii</i> und <i>Limnothrix</i> spp. in Relation zu abiotischen Faktoren	51
3.2.4 Dynamik der Toxinkonzentrationen in Relation zur Cyanobakteriendynamik und abiotischen Faktoren	56
3.2.4.1 Microcystine	56
3.2.4.2 Anatoxin-a	60
3.3 Einfluß von Durchmischung mit Sedimentresuspension auf die Phytoplanktodynamik. Ein Enclosure-Experiment.	62
3.3.1 Einleitung	62
3.3.2 Die Nährstoffbedingungen	63
3.3.2.1 Dynamik der Nährstoffkonzentrationen über die gesamte Versuchszeit	63
3.3.2.2 Vertikale Nährstoffgradienten und Nährstoffpulse durch Mixis	69
3.3.3 Meteorologische Bedingungen über die Versuchszeit sowie Dynamik der Wassertemperatur, der Sauerstoffsättigung, des pH-Wertes und der Chlorophyll <i>a</i> -Fluoreszenz	72
3.3.4 Die Lichtbedingungen	78
3.3.5 Dynamik des Phytoplanktons	80
3.3.5.1 Gesamtbiovolumen und Chlorophyll <i>a</i> -Gehalt	80
3.3.5.2 Phytoplanktonzusammensetzung und Dynamik der Cyanobakterien	82
3.3.5.3 Heterocystenfrequenzen der Nostocales	86
3.3.6 Welche Faktoren steuern die Phytoplanktodynamik in den verschiedenen Versuchskompartimenten ?	88
3.3.6.1 Welchen Einfluß haben die Nährstoffkonzentrationen auf die Entwicklung der Cyanobakterien?	91
3.3.6.2 Welchen Einfluß hat die Lichtintensität auf die Entwicklung der Cyanobakterien?	96
3.3.6.3 Welchen Einfluß haben Temperatur und pH-Wert auf die Entwicklung der Cyanobakterien?	100
3.3.7 Dynamik der Microcystin-Konzentrationen in den verschiedenen Versuchskompartimenten	101
3.3.7.1 Auf welche Cyanobakterien sind die Microcystine zurückzuführen ?	101
3.3.7.2 Welche Faktoren beeinflussen die Microcystin-Konzentration im Gewässer ?	103
3.4 Zusammenfassende Diskussion	106

4. Zusammenfassung	109
5. Literatur	112
6. Danksagung	131
Anhang: Erklärung, Lebenslauf	

1 Einleitung

Als Folgeerscheinung der Eutrophierung zahlreicher Gewässer in den letzten Jahrzehnten werden Massenentwicklungen von Cyanobakterien, die populärwissenschaftlich auch als „Algenblüten“ bezeichnet werden, häufig beobachtet. Diese stellen aus verschiedenen Blickwinkeln ein Problem dar: Aus rein ästhetischen Gesichtspunkten störten die Trübheit der Gewässer sowie übelriechende Aufrahmungen von Cyanobakterien, die durch den Wind in Uferbereiche getrieben werden. Von ökologischer Relevanz ist das Verschwinden von submersen Makrophyten aufgrund der verminderten Lichtintensität sowie von Makrozoobenthosorganismen (z.B. Muscheln) aufgrund der meist anaeroben Verhältnisse in solchen Gewässern. Und schließlich stellen sie aufgrund der Tatsache, daß zahlreiche Cyanobakterien Toxine bilden können, ein Gefährdungspotential für Mensch und Tier dar (Carmichael & Falconer 1993).

Die am häufigsten aufgeführten Charakteristika von Cyanobakterien, aufgrund derer sie in eutrophen Gewässern zur Dominanz gelangen bzw. Massenentwicklungen hervorbringen, sollen hier kurz skizziert werden: Sie haben geringere Lichtansprüche (Zevenboom & Mur 1980, Tilzer 1987), was zurückgeführt wird auf die effektivere Ausnutzung des Lichtspektrums mit Hilfe ihrer akzessorischen Pigmente und ihre bessere Energiebilanz bei der Nutzung von niedrigen Lichtintensitäten (Van Liere *et al.* 1979, Mur 1983, Schubert 1996). Dominanzen von Cyanobakterien wurden häufig unter Bedingungen von niedrigen TN/TP-Verhältnissen (Gesamtstickstoff/-phosphor) beobachtet (z.B. Smith 1983, Barica *et al.* 1980, Teubner 1996). Die Schlußfolgerung, die daraus häufig gezogen wird, daß Cyanobakterien bei niedrigen TN/TP-Verhältnissen bevorteilt bzw. durch diese gesteuert sind, muß jedoch aufgrund von zahlreichen gegenteiligen Befunden (z.B. McQueen & Lean 1987, Pick & Lean 1987) relativiert werden. Weitaus bedeutender scheint dagegen ihre Konkurrenzfähigkeit um jede dieser beiden Ressourcen. Einige Cyanobakterien können molekularen Stickstoff (N_2) fixieren (z.B. Horne *et al.* 1979, Horne & Fogg 1970, Paerl 1990) und sind daher bei Stickstofflimitation bevorteilt. Cyanobakterien haben vergleichsweise geringe Halbsättigungskonstanten für Phosphor und sind deshalb bei niedrigen P-Konzentrationen konkurrenzstark (Reynolds 1987). Sie können relativ große Mengen an Phosphor in ihren Zellen speichern und damit bei eintretendem Phosphormangel über einen gewissen Zeitraum weiter wachsen (z.B. Pettersson *et al.* 1993). Cyanobakterien sind im Vergleich zu eukaryotischen Phytoplanktern bei hohen pH-Werten und niedrigen CO_2 -Konzentrationen konkurrenzstärker (Shapiro 1990, King 1970, Reynolds 1986). Sie haben vergleichsweise hohe Temperaturoptima (meist über 20 °C) und sind daher während der Sommermonate begünstigt (z.B. McQueen & Lean 1987, Smith 1987). Die meisten Cyanobakterien besitzen Gasvakuolen (Walsby 1981), die ein Mittel zur Dichteregulation darstellen und ein Auftreiben bzw. Sinken der Zellen ermöglichen (Übersicht in Oliver 1994). Dieser Regulationsmechanismus ist in einer Art und Weise ausgeprägt, die eine optimale Nutzung von Licht, Nährstoffen und CO_2 ermöglicht (z.B. Klemer *et al.* 1982, Van Liere & Walsby 1982) und stellt einen bedeutenden Konkurrenzvorteil dar

(z.B. Reynolds *et al.* 1987, Humphries & Lyne 1988, Viner 1989). Einige Cyanobakterien bilden große Kolonien, z.B. *Microcystis* spp. oder lange Trichome (Zellfäden), z.B. *Planktothrix agardhii*. Diese können von den meisten Zooplanktern nicht gefressen werden, während konkurrierende kleinere Phytoplankter selektiv durch das Zooplankton aussortiert werden (z.B. Haney 1987). Die Dominanz von Cyanobakterien läßt sich jedoch meist nicht allein durch eine dieser Eigenschaften erklären. Häufig sind es synergistische Effekte verschiedener Faktoren, die zur Dominanz von Cyanobakterien führen, was beispielsweise von Smith (1986) für Licht und Nährstoffe nachgewiesen wurde.

Die Dynamik von Cyanobakterien bzw. des gesamten Phytoplanktons kann in raschem Wechsel durch verschiedene Faktoren bestimmt werden (z.B. Zevenboom *et al.* 1982) und ist letztlich von der Ausprägung dieser Faktoren in den jeweiligen Gewässern abhängig. Für tiefe dimiktische Gewässer wurden generelle Zusammenhänge zwischen Phytoplanktodynamik und abiotischen bzw. biotischen Faktoren von Sommer *et al.* (1986) durch das PEG-Modell oder von Reynolds (1988, 1993b, 1997) anhand der Sukzession von Strategen beschrieben. Nach dem PEG-Modell wird die Phytoplanktodynamik von der Herbst- bis zur Frühjahrszirkulation in erster Linie durch physikalische Faktoren gesteuert (allogene Sukzession). Während der Sommerstagnation wird die Sukzession durch Prädation und Ressourcenkonkurrenz (autogene Sukzession) bestimmt, bei der eine Abfolge von r-Strategen zu K-Strategen stattfindet und durch Konkurrenzausschluß eine Verminderung der Phytoplanktondiversität stattfindet. Nach Reynolds (1993a) beginnt die Phytoplanktonsukzession nach dem Aufbau der thermischen Schichtung mit C-Strategen (C = *competitors*) gefolgt von S-Strategen (S = *stress tolerant*) und R-Strategen (R = *ruderals*). Gemeinsam ist beiden Modellen, daß die Sukzession des Phytoplanktons nach Durchmischungsereignissen, die als "Störung" definiert werden, auf ein früheres Stadium zurückversetzt wird und in einer Erhöhung der Diversität resultiert. Dies wird im Zusammenhang mit der *Intermediate Disturbance Hypothesis* von Connell (1978) diskutiert. Die Unterbrechung der Sommerstagnation durch Durchmischungsereignisse leitet über zu polymiktischen Gewässern, in denen per Definition die Sommerstagnation mindestens einmal durch ein Durchmischungsereignis unterbrochen wird. Diese stellen jedoch in Bezug auf das Durchmischungsregime weniger eine Einheit dar als dimiktische Gewässer, da mit zunehmender Oberfläche der Gewässer und abnehmender Tiefe die Bedeutung windbedingter Zirkulation zunimmt. Polymiktische Flachseen werden entweder durch Makrophyten oder durch Phytoplankton dominiert (Scheffer 1993). Für letztere, die hier von Interesse sind und überwiegend durch Cyanobakterien dominiert werden, wurden bisher keine generelle Modelle zur Beschreibung der Phytoplanktodynamik erarbeitet. Die Dynamik des Phytoplanktons dieser Gewässer ist sehr variabel. Frequenz und Dauer von Durchmischungsereignissen wirken sich unterschiedlich auf verschiedene Phytoplankter aus (z.B. Nixdorf 1994). Im Zusammenhang hiermit scheinen Veränderungen in den Licht- und Nährstoffbedingungen bei Durchmischung relevant. Bei Durchmischung wird das Phytoplankton entlang eines steilen Lichtgradienten transportiert (z.B. Schubert & Forster 1997). Durchmischung mit Sedimentresuspension kann eine weitere Verminderung der Licht-

intensität verursachen (z.B. Hellström 1991) und gleichzeitig zu einer erhöhten Freisetzung von internen Nährstoffen aus dem Sediment führen (z.B. De Groot 1981). Wie sich diese unterschiedlichen Durchmischungseffekte auf die Entwicklung der jeweiligen Phytoplankter auswirken, scheint für ein weitergehendes Verständnis der Phytoplanktodynamik bedeutend.

Welche Cyanobakterien in einem Gewässer zur Dominanz gelangen, ist schließlich auch aufgrund der Tatsache von Bedeutung, daß einige Arten Toxine bilden können und andere nicht. Die Toxine, die bis heute aus Cyanobakterien isoliert wurden, können hauptsächlich in zwei Klassen untergliedert werden: Neurotoxine und Hepatotoxine (Carmichael 1992). Zu den Hepatotoxinen zählen die Microcystine, die Nodularine und das Cylindrospermopsin. Microcystine sind cyclische Heptapeptide, die zuerst aus *Microcystis aeruginosa* isoliert wurden (Botes *et al.* 1984). Neben ihrer hepatotoxischen Wirkung (MacKintosh *et al.* 1990), können sie die Bildung von Tumoren fördern (Nishiwake-Matsushima *et al.* 1992). Bis heute sind über 60 Microcystin Strukturvarianten bekannt (Rinehart *et al.* 1994, Sivonen & Jones 1998), die außer von *Microcystis* spp. auch von *Anabaena* spp. (Krishnamurthy *et al.* 1986), *Planktothrix* spp. (Luukkainen *et al.* 1993) und *Nostoc* spp. (Namikoshi *et al.* 1990) gebildet werden können. Nodularine sind cyclische Pentapeptide, die aus *Nodularia spumigena* isoliert wurden und in der gleichen Weise hepatotoxisch wirksam sind wie Microcystine (Otha *et al.* 1994). Cylindrospermopsin ist ein Alkaloid, das aus *Cylindrospermopsis raciborskii* (Ohtani *et al.* 1992) und *Aphanizomenon ovalisporum* (Banker *et al.* 1997) isoliert wurde. Neben seiner hepatotoxischen Wirkung schädigt es auch in geringerem Maße die Organe Lunge, Herz und Nieren (Hawkins *et al.* 1985, Terao *et al.* 1994). Zu den Neurotoxinen gehören die Anatoxine, die überwiegend für *Anabaena* beschrieben werden sowie die Aphantoxine, die auch als Saxitoxine bezeichnet werden, und überwiegend für *Aphanizomenon* beschrieben werden (Übersicht in Carmichael 1994). Fortlaufend werden neue toxische bzw. bioaktive Verbindungen aus Cyanobakterien analysiert. Zuletzt wurden verschiedene Strukturvarianten einer Stoffgruppe analysiert, die als Cyanopeptoline benannt wurden und potente Protease-Hemmer darstellen (Weckesser 1997), desweiteren ein Lipid, Mueggelone, das aus *Aphanizomenon flos-aquae* aus dem Großen Müggelsee (Berlin) isoliert wurde und die Embryonalentwicklung von Fischen inhibiert (Papendorf *et al.* 1997). Schließlich weisen Ergebnisse aus toxikologischen Untersuchungen, nach denen höhere Toxizitäten von Cyanobakterien gefunden wurden, als aufgrund des bekannten Toxingehaltes des Testmaterials zu erwarten war, auf weitere bisher unbekannte toxische Verbindungen hin (Heinze 1997, Woitke *et al.* 1997).

Die Fähigkeit zur Microcystinproduktion ist genetisch festgelegt (Dittmann *et al.* 1997). Innerhalb eines Taxons können sowohl toxische als auch nicht-toxische Stämme auftreten (z.B. Henning *et al.* 1997). Ergebnisse aus Screeningprogrammen an Gewässern in Portugal (Vasconcelos *et al.* 1996), Canada (Kotak *et al.* 1993), Schweden (Sivonen *et al.* 1990), Japan (Ueno *et al.* 1996) und Korea (Park *et al.* 1998a) belegen, daß toxische Cyanobakterien weit verbreitet sind und häufig an Massenentwicklungen beteiligt sind. Vorkommen von toxischen Cyanobakterien wurden auch für deutsche Gewässer beobachtet (z.B. Fastner *et al.* 1995),

allerdings beschränken sich die Untersuchungen zu deren Vorkommen in Deutschland bisher auf wenige Gewässer. Vergiftungen durch toxische Cyanobakterien wurden in zahlreichen Fällen bei Fischen, Vögeln und Weidevieh, das an Teichen getränkt wurde, in denen Massentwicklungen von toxischen Cyanobakterien auftraten, beobachtet (Gorham & Carmichael 1988, Carmichael & Falconer 1993). In einigen Fällen konnten auch Vergiftungen bei Menschen nachgewiesen werden (Bell & Codd 1994). Zuletzt wurde 1996 in Brasilien ein Fall registriert, in dem nachweislich mit Microcystin kontaminiertes Trinkwasser den Tod von 70 Menschen (Dialysepatienten in einem Krankenhaus) zur Folge hatte (Jochimsen *et al.* 1998).

Ungeklärt ist bis heute, ob den Toxinen eine physiologische bzw. ökophysiologische Bedeutung zukommt und wenn ja, welche bzw. ob sie ein Zufalls- bzw. Abfallprodukt darstellen. Zum Einfluß von Umweltfaktoren auf die Microcystinproduktion liegen aus Kulturexperimenten unterschiedliche Ergebnisse vor. Beispielsweise fand Hesse (1997), daß sich Licht- und Nährstoffbedingungen in erster Linie auf die Entwicklung eines toxischen Stammes von *Microcystis aeruginosa* auswirken und weniger auf die Microcystinproduktion. Sivonen (1990) dagegen fand Anhaltspunkte für einen erhöhten Microcystingehalt bei zunehmenden N-Konzentrationen und geringen Lichtintensitäten. Freilandstudien, in denen Toxinkonzentrationen begleitend zur Dynamik der Cyanobakterien untersucht wurden, sind selten (z.B. Park *et al.* 1998b). Freilandstudien, die darüber hinaus den Einfluß von abiotischen Faktoren auf die Entwicklung von toxischen Cyanobakterien berücksichtigen, liegen bisher nicht vor.

Mit der vorliegenden Arbeit soll ein Beitrag geleistet werden zur näheren Kenntnis des Vorkommens von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien sowie zur Steuerung ihrer Dynamik in polymiktischen Flachseen. Sie ist Teil eines vom BMBF geförderten Verbundprojektes, „Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern - Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung“. Für die Untersuchung wurden 10 Gewässer aus der Scharmützelseeregion (Brandenburg) ausgewählt. Aus sehr frühen limnologischen Untersuchungen an Gewässern der Scharmützelseeregion von Czerny (1938), Wundsch (1940) und Schäperclaus (1941) geht hervor, daß die Gewässer stark eutrophiert sind und überwiegend durch Cyanobakterien der Ordnung *Oscillatoriales* dominiert wurden, wobei die Gewässer als „H₂S-Oscillatorien-Gewässer“ charakterisiert wurden und gar von einer „Oscillatorienkrankung“ der Gewässer gesprochen wird. Seit 1993 werden die Gewässer vom Lehrstuhl für Gewässerschutz der BTU Cottbus routinemäßig für limnologische Zustandsanalysen untersucht. Erste Ergebnisse hieraus zeigen, daß sich die überwiegende Zahl der Gewässer nach wie vor in einem stark eutrophierten Zustand befindet (Nixdorf *et al.* 1995, Nixdorf 1996, Deneke *et al.* 1997, 1998). Ferner konnten Rücker *et al.* (1997) für 6 polymiktische Flachseen anhand des Sommeraspektes von 1993 und 1994 zeigen, daß dort auch das Phytoplankton nach wie vor durch Cyanobakterien der Ordnung *Oscillatoriales* dominiert wird. Dabei fanden sie Anhaltspunkte dafür, daß die Gewässer entweder durch *Planktothrix agardhii* oder durch *Limnothrix* spp. dominiert werden und diskutieren diese unterschiedliche Dominanz im Zusammenhang mit synergistischen Effekten von Mixis und

Licht bzw. Nährstoffen. Aufbauend hierauf soll in der vorliegenden Arbeit weitergehend geklärt werden, ob es sich bei der Dominanz der verschiedenen Oscillatoriales um ein wiederkehrendes Muster handelt, und welche Faktoren die Phytoplanktodynamik in den polymiktischen Gewässern steuern. Begleitend hierzu soll geklärt werden, welche Konzentrationen von Microcystin und Anatoxin-a (diese Toxine waren aufgrund der in deutschen Binnengewässern vorherrschenden Cyanobakterien Arten in erster Linie zu erwarten) auftreten, auf welche Cyanobakterien sie sich zurückführen lassen und ob Umweltfaktoren einen Einfluß auf die Toxinkonzentrationen haben.

Im Einzelnen lassen sich die folgenden Arbeitsschwerpunkte und Fragestellungen formulieren:

1. Durchführung eines Screenings zur Phytoplanktonzusammensetzung sowie zu Microcystin- und Anatoxin-a Konzentrationen an 10 Gewässern unterschiedlicher Trophie und Morphometrie.
 - Welche Cyanobakterien kommen in den Untersuchungsgewässern vor und welchen Anteil haben sie am Biovolumen des Phytoplanktons ?
 - Welche Muster treten in der Dominanz bestimmter Cyanobakterien in Relation zur Trophie und Morphometrie der Gewässer auf ?
 - Wie hoch sind Microcystin- und Anatoxin-Konzentrationen in den Gewässern und auf welche Cyanobakterien lassen sich diese zurückführen ?
2. Erfassung der saisonalen Dynamik des Phytoplanktons, chemischer und physikalischer Gewässerparameter und der Toxinkonzentrationen in 3 polymiktischen Flachseen, die aus den 10 Screeninggewässern ausgesucht wurden und von denen einer deutlich durch *P. agardhii* dominiert wird, einer von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. und einer ausschließlich von *Limnothrix* spp.
 - Welche Faktoren steuern die Dynamik des Phytoplanktons und besonders die der Cyanobakterien ?
 - Welche Zusammenhänge bestehen zwischen der Dynamik der Toxinkonzentrationen und der Dynamik der Cyanobakterien sowie den physikalischen und chemischen Gewässerparametern ?
3. Durchführung von Enclosure-Experimenten in dem überwiegend durch *P. agardhii* dominierten polymiktischen Flachsee, in denen zum einen künstlich Durchmischung mit Sedimentresuspension erzeugt wurde, zum anderen künstlich die Stagnation der Wassersäule erzwungen wurde unter Bedingungen mit und ohne Sediment.
 - Welchen Einfluß hat Durchmischung mit Sedimentresuspension auf den Nährstoffpool, die Dynamik der Cyanobakterien und die Microcystin-Konzentration ?

2 Material und Methoden

2.1 Die Untersuchungsgewässer

Für das Screening zum Vorkommen von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien wurden 10 Standgewässer unterschiedlicher Morphometrie und Trophie in der Scharmützelseeregion südöstlich von Berlin in Brandenburg ausgewählt, die vom Lehrstuhl für Gewässerschutz der BTU Cottbus seit 1994 routinemäßig für eine limnologische Zustandsanalyse untersucht werden. Die Lage der 10 Untersuchungsgewässer ist in Abbildung 1 dargestellt. Morphometrische und hydrologische Parameter sowie eine Trophieklassifikation der Gewässer sind in Tabelle 1 aufgelistet. Mit Ausnahme des Petersdorfer Sees sind alle Gewässer über Fließe bzw. Kanäle miteinander verbunden. Die Fließstrecke beginnt mit dem Tiefen See, der am Anfang der Glubigseenkette liegt, reicht über den Melangsee weiter in den Großen Glubigsee und den Kleinen Glubigsee und mündet in den südlichen Scharmützelsee. Der Scharmützelsee mündet wiederum über einen Kanal in die Storkower Seenkette, die mit dem Storkower See beginnt und über Kanäle weiterführt in den Wolziger See und den Langen See und schließlich in der Dahme mündet. Die Klassifikation des Ist-Zustandes der Trophie der Gewässer nach dem Entwurf der LAWA (1998) ergibt einen Trophiebereich von mesotroph bis (hoch-) polytroph (Deneke *et al.* 1998). Dabei wurde der Tiefe See als einziger See als mesotroph, die anderen dimiktischen Gewässer als hocheutroph, die polymiktischen Gewässer als polytroph und der Lange See als einziger See als hochpolytroph eingestuft (Tab. 1).

2.2 Meteorologische Daten

Die Stunden- und Tagessummen der Globalstrahlung (J cm^{-2}), die mittlere, maximale und minimale Lufttemperatur ($^{\circ}\text{C}$) sowie die Tagessummen der Niederschläge (mm) wurden vom Deutschen Wetterdienst zur Verfügung gestellt und stammen von der Meßstation Lindenberg.

2.3 Beprobungsintervall und Probenahmestellen

Für das Screening zum Vorkommen von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien wurden alle 10 Gewässer in monatlichem Rhythmus während der Sommermonate 1995 und teilweise 1996 beprobt. Für die Untersuchung zur Dynamik der Cyanobakterien wurden 3 ausgewählte Gewässer zusätzlich in 14 tägigem Rhythmus beprobt: Langer See und Melangsee (Mai 1995- Dez. 1996) sowie Petersdorfer See (Jan. 1995 – März 1996). Die Probenahme und die Sondenmessungen zu physikalischen und chemischen Parametern wurde jeweils an der tiefsten Stelle der Gewässer durchgeführt.

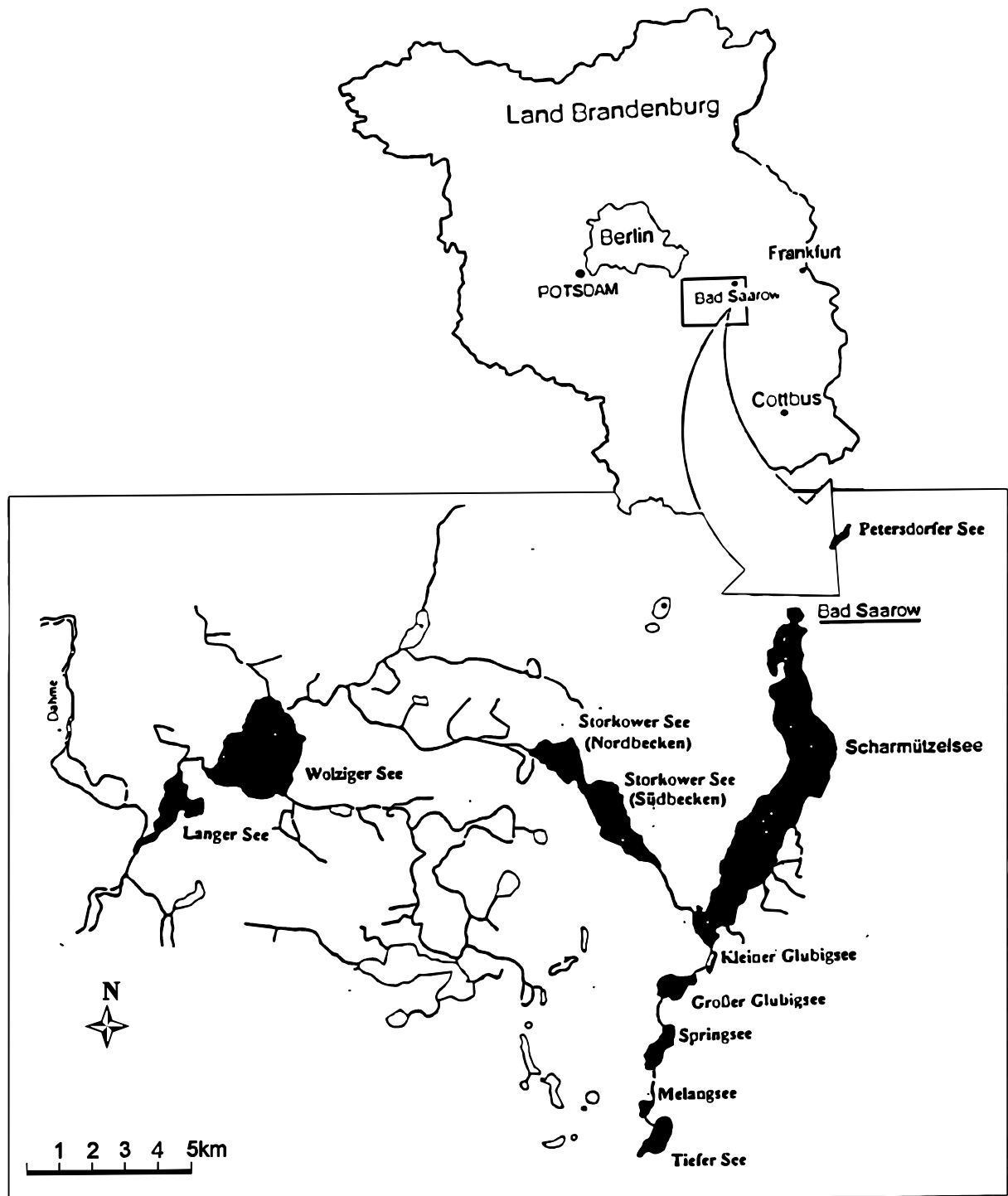


Abbildung 1: Lage der Untersuchungsgewässer in der Scharmützelseeregion

Gewässer	A (km ²)	Z_{max} (m)	Z_{mean} (m)	V (10 ⁶ m ³)	L_{max} (km)	B_{max} (km)	t_r (d,a)	C_A (km ²)	Mixis	Trophie (LAWA)
Tiefer See	0,63	22,9	-	-	1,39	0,59	-	-	di	m
Melangsee	0,11	3,3	1,6	0,17	0,51	0,31	22d	5	poly	p1
Springsee	0,59	18,1	9,5	5,56	1,50	0,67	1,1a	12	di	e2
Großer Glubigsee	0,64	12,0	4,2	2,64	1,31	0,80	0,5a	16	di	e2
Kleiner Glubigsee	0,06	4,4	2,4	0,14	0,57	0,13	8d	17	di / poly	e2
Scharmützelsee	12,09	30,0	9,0	108,23	10,00	1,50	16a	122	di	e2
Storkower See (Südbecken)	2,33	8,0	3,8	8,79	3,27	1,15	1,5a	168	di	p1
Wolziger See	5,79	13,0	5,5	32,02	3,25	2,40	-	382	di / poly	e2
Langer See	1,55	3,8	2,1	3,27	2,14	1,40	-	395	poly	p2
Petersdorfer See	0,28	4,0	2,1	0,53	1,11	0,29	-	-	poly	p1

Tabelle 1: Morphometrische und hydrologische Parameter der 10 Untersuchungsgewässern (nach Nixdorf & Deneke 1997): A = Seefläche, Z_{max} = maximale Tiefe, Z_{mean} = mittlere Tiefe, V = Volumen, L_{max} =maximale Länge, B_{max} = maximale Breite, t_r = theoretische Retentionszeit in Tagen (d) bzw. Jahren (a), C_A = Einzugsgebiet und Mixis (di = dimiktisch, poly = polymiktisch). LAWA (Entwurf 1996) Trophieklassifikation (nach Deneke 1997): m = mesotroph, e2 = hocheutroph, p1 = polytroph, p2 = hochpolytroph.

2.4 Messung der Hydrochemischen und –physikalischen Parameter

Mit einer Multisonde (H20, Hydrolab) wurden die folgenden Parameter im Tiefenprofil in einem Intervall von 0,5 m bei dimiktischen tiefen Gewässern und 0,2 m bei polymiktischen Flachseen gemessen: Temperatur (°C), Sauerstoffsättigung (%), Sauerstoffkonzentration (O₂ mg L⁻¹), pH-Wert. Die Meßdaten wurden mit einem Datalogger aufgezeichnet und anschließend zur Weiterverarbeitung auf PC's übertragen.

2.5 Messung der Sichttiefe und Lichtintensität

Die Sichttiefe wurde mit einer Secchischeibe von 20 cm Durchmesser bestimmt. Die Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) in der Wassersäule wurde mit zwei

sphärischen Sensoren (Li Cor SA 193) im Abstand von 39 cm im Tiefenprofil in Intervallen von 0,5 m gemessen.

Der Attenuationskoeffizient K_d wurde aus den Lichtintensitäten (I_1 und I_2) aufeinander folgender Tiefen (z_1 und z_2) nach Sommer (1994) wie folgt berechnet:

$$K_d = \frac{\ln I_1 - \ln I_2}{z_1 - z_2}$$

Die mittlere vertikale Intensität der PAR (I^*) wurde nach Riley (1957) aus der Globalstrahlung (I_0) und dem Attenuationskoeffizienten (K_d) für die durchmischte Tiefe (z_{mix}) bzw. bei polymiktischen Flachseen für die mittlere Tiefe ermittelt, wobei nach Behrendt & Nixdorf (1993) für die Globalstrahlung ein Korrekturfaktor von 0,45 für Reflektionsverluste an der Wasseroberfläche und den Anteil der PAR am sichtbaren Licht berücksichtigt wurde.

$$I^* = 0,45 \cdot I_0 \cdot \left(\frac{1 - e^{-K_d \cdot z_{\text{mix}}}}{K_d \cdot z_{\text{mix}}} \right)$$

Als Globalstrahlungswerte für die Kalkulation von I^* wurde das Mittel der Tagessummen aus den 14 Tagen, die der Probenahme vorausgingen, verwendet.

Die euphotische Zone (Z_{eu}) wurde nach Kirk (1994a) berechnet:

$$Z_{\text{eu}} = \frac{4,6}{K_d}$$

Während der Eisbedeckung wurde zusätzlich die Lichtintensität über dem Eis sowie direkt unter dem Eis gemessen und daraus der Attenuationskoeffizient sowie die relative Lichtabsorption der Eisschicht berechnet. Für die Lichtmessungen unter Eis wurde eine Winkel-Konstruktion aus Aluminiumstangen von 2 m Länge verwendet. Die Sensoren wurden an einem Winkelarm befestigt und unter die Eisschicht in eine Entfernung von 2 m zur Öffnung der Eisschicht gebracht. Während der Lichtmessung wurde die Öffnung der Eisschicht abgedeckt. Die relative Lichtabsorption der Eisschicht wurde bei der Berechnung von I^* und Z_{eu} berücksichtigt.

2.6 Chlorophyll *a*-Fluoreszenzmessung

Die Chlorophyll *a*-Fluoreszenzmessung wurde mit einer 1-Kanal-Fluoreszenzsonde (Dr. Haardt, BackScat; Excitation 380-520 nm, Emission 683 nm) im Tiefenprofil in Intervallen von 0,5 m bei dimiktischen tiefen Gewässern und 0,2 m bei polymiktischen Flachseen gemessen. Die Chlorophyll *a*-Fluoreszenz wird hier in relativen Einheiten angegeben.

2.7 Probenahme

Wasserproben wurden mit einem 2 L Wasserschöpfer (Limnos) im Intervall von 0,5 m entnommen. Daraus wurde bei dimiktischen Gewässern während der Sommerstagnation aus dem Epilimnion, in Phasen der Vollzirkulation aus der gesamten Wassersäule, eine volumengewichtete, tiefenintegrierte Mischprobe hergestellt. Bei polymiktischen Flachseen wurde grundsätzlich eine Mischprobe aus der gesamten Wassersäule hergestellt.

Aus der Mischprobe wurden Aliquots entnommen zur späteren Analytik der folgenden Parameter:

Phytoplankton: 100 ml wurden mit soviel Lugol'scher Lösung fixiert bis die Probe cognacfarben war.

Gesamtposphor und -stickstoff: 2x 100 ml wurden in PE-Flaschen mit 1 ml 38,5 %iger Schwefelsäure fixiert und bis zur Analyse kühl gelagert.

Gelöster anorganischer Phosphor, Ammonium, Nitrat und Silikat: 200 ml wurden mit einem Polycarbonat-Filtrationsgerät mit Handpumpe durch Membranfilter (0,45 µm Porenweite) filtriert. Das Filtrat wurde in 2x 50 ml in PE-Flaschen bis zur Analyse tiefgefroren. Die Membranfilter wurden wie folgt vorbehandelt: 3x 15 min mit 0,01 N HCL und 3 x 15 min mit destilliertem Wasser. Filter und Filtrationsgerät wurden erst mit 100 ml destilliertem Wasser und dann mit 100 ml der Probe vorgespült.

Anatoxin-a (partikulär und gelöst) und Microcystin (gelöst): 100 ml Probe wurden über vorgewogene Membranfilter (0,45 µm Porenweite) mit dem oben beschriebenen Handfiltrationsgerät filtriert. Die Filter wurde zur Bestimmung des partikulären Anatoxin-a luftgetrocknet und in Petrischalen dunkel und trocken bis zur Analyse gelagert. Das Filtrat wurde für die Bestimmung des gelösten Anatoxin-a und des gelösten Microcystins abgefüllt und bis zur Analyse tiefgefroren.

Für die qualitative Phytoplanktonanalyse wurden zusätzlich Netzzüge mit einem Netz von 25µm Maschenweite genommen. Ein Teil der Proben wurde mit Formalin (1:10) fixiert und ein Teil unfixiert abgefüllt zur taxonomischen Bestimmung an Lebendmaterial.

Für die Ermittlung der partikulären Microcystin-Konzentrationen wurden 20 bis 30 Netzzüge mit einem Netz von 45 µm Maschenweite aus dem Epilimnion genommen. Das Konzentrat wurde im Anschluß durch ein Netz von 10 µm Maschenweite im Labor weiter aufkonzentriert und bis zur Analyse tiefgefroren.

2.8 Nährstoffanalysen

Gelöste anorganische Nährstoffe

Der gelöste anorganische Phosphor (DIP) wurde als $\text{PO}_4\text{-P}$, der gelöste anorganische Stickstoff (DIN) als $\text{NO}_2\text{-N}$, $\text{NO}_x\text{-N}$ ($\text{NO}_x\text{-N} = \text{NO}_2\text{-N} + \text{NO}_3\text{-N}$), $\text{NH}_4\text{-N}$ und Silizium als $\text{SiO}_2\text{-Si}$ wurde mit Hilfe eines 4-Kanal Segmented-Flow-Analysis-Automaten (SFA, Firma Perstorp) gemessen nach DIN 38405 D9, 10, 11, 21 und 38406 E5. Die Konzentration von $\text{NO}_3\text{-N}$ wurde durch Subtraktion der $\text{NO}_2\text{-N}$ -Konzentrationen von den $\text{NO}_x\text{-N}$ -Konzentrationen berechnet. Die Nachweisgrenzen betragen für DIP $1,7 \mu\text{g L}^{-1}$, für $\text{NO}_2\text{-N}$ $1,0 \mu\text{g L}^{-1}$, für $\text{NO}_x\text{-N}$ $3,2 \mu\text{g L}^{-1}$, für $\text{NH}_4\text{-N}$ $64 \mu\text{g L}^{-1}$ und für $\text{SiO}_2\text{-Si}$ $15,4 \mu\text{g L}^{-1}$.

Gesamt Phosphor (TP)

Zur Bestimmung der TP-Konzentration wurde die fixierte Wasserprobe im Autoklaven mit Peroxodisulfat bzw. in der Mikrowelle mit NanOx-N[®] aufgeschlossen. Phosphor wurde als PO_4 mit Hilfe der SFA (siehe oben) gemessen. (TP-Nachweisgrenze: $6,0 \mu\text{g L}^{-1}$)

Gesamt Stickstoff (TN)

Die Bestimmung der TN-Konzentrationen in den Proben, die 14-tägig aus dem Petersdorfer See, dem Melangsee und dem Langen See entnommen wurden, erfolgte wie die des TP. Nach dem Aufschluß der Probe wurde der Stickstoff als NO_2 mit Hilfe der SFA gemessen. (TN-Nachweisgrenze: $6,6 \mu\text{g L}^{-1}$)

Die Bestimmung der TN-Konzentrationen für die Proben aus dem Enclosure-Experiment erfolgte mittels Chemolumineszenz nach katalytischer Oxidation (TN-Analyzer, Abimed) DIN 38409-H27. (TN-Nachweisgrenze: $300 \mu\text{g L}^{-1}$)

Meßwerte unter der Nachweisgrenze

Für Meßwerte, die unterhalb der Nachweisgrenze lagen, wurde als Wert für die Konzentration des jeweiligen Nährstoffes die Hälfte seiner Nachweisgrenze angenommen.

2.9 Chlorophyll *a* Bestimmung

Die Analysen erfolgten in Anlehnung an DIN 38412-L16. Aus der Wassermischprobe wurde ein abgemessenes Volumen von 0,5 – 2 l über ein Glasfaserfilter (GF/C Whatman) filtriert. Bis zur Analyse wurden die Filter bei -18°C tiefgefroren. Vor der Analyse wurden die Filter mit einem Handmörser homogenisiert und mit 12 ml Ethanol in Braunnalsglasflaschen ge-

spült. Anschließend wurden die Proben für 4 min in einem Wasserbad auf 70°C erhitzt und mit Ultraschall behandelt. Nach einer Extraktionszeit von 60 min wurden die Proben durch Filtration über Blauband-Papierfilter geklärt. Die Extinktionsmessung erfolgte an einem Spektralphotometer (Lambda 2, Perkin-Elmer) in einer 1 cm Küvette bei 665 nm. Zur Bestimmung des Phaeopigmentgehaltes wurden 5 ml des Extraktes mit 20 µl 2N Salzsäure angesäuert und die Extinktionsmessung nach 15 min wiederholt. Die Extinktionswerte wurden durch Subtraktion der Reststreuung bei 750 nm korrigiert.

2.10 Quantitative und qualitative Phytoplanktonanalyse

Quantitative Analyse:

Das mit Lugol'scher Lösung fixierte Phytoplankton wurde in Anlehnung an die Methode von Utermöhl (1958) in Sedimentationskammern (Hydrobios) an einem Umkehrmikroskop (Nicon, Diaphot 300) gezählt. In Abhängigkeit von der Dichte der Phytoplankter wurden diese unter Verwendung von Aufsatzzylindern (10 bzw. 25 ml) weiter aufkonzentriert bzw. bei zu hoher Dichte wurde die Probe vor dem Einfüllen in die Sedimentationskammer bis zu 1:10 verdünnt. Die Zählung erfolgte je nach Größe der Phytoplankter bei 40 facher, 200 facher und 400 facher Vergrößerung. Je nach Dichte der Phytoplankter wurden diese in einer angemessenen Anzahl von Transekten – mindestens jedoch 5 Transekte – gezählt, so daß von den dominanten Arten mindestens 100 Individuen in die Zählung eingingen. Bei großen und seltenen Arten wurde die gesamte Kammer ausgezählt. Aufgrund der großen Varianz der Trichomlängen einiger Cyanobakterien wurde zur genaueren Ermittlung ihres Biovolumens die Trichomlänge aller gezählten Individuen vermessen. Das Biovolumen wurde in Anlehnung an Rott (1981) durch das Zugrundelegen einfacher geometrischer Körper berechnet. Hierzu erfolgte die Vermessung von 10 – 20 Individuen jeder Art bei 1000 facher Vergrößerung.

Qualitative Analyse:

Die Bestimmung der Taxa wurde zum Teil an Lebendproben vorgenommen. Wenn dies nicht am gleichen Tag möglich war, wurden mit Formalin fixierte Proben verwendet.

Die folgende Literatur wurde für die Bestimmung der Taxa verwendet:

Cyanobakterien

allgemein

Anagnostidis & Komárek (1995, 1988)
Komárek (1986, 1958)
Komárek & Anagnostidis (1989)

speziell

Anabaena spp.

Komárková-Legnerová & Eloranta (1992)

<i>Anabaenopsis cunningtonii</i>	Hindák (1988)
<i>Anabaenopsis arnoldi</i>	Jeeji-Baiet <i>et al.</i> (1977)
<i>Anabaenopsis elenkinii</i>	
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Kohl <i>et al.</i> (1985)
<i>Aphanizomenon gracile</i>	
<i>Aphanizomenon aphanizoides</i>	Horecká & Komárek (1979)
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	
<i>Aphanizomenon issatschenkoi</i>	Hindák (1992b)
<i>Raphidiopsis mediterranea</i>	
<i>Limnothrix redekei</i>	Meffert (1987, 1988)
<i>Limnothrix amphigranulata</i>	
<i>Limnothrix planktonica</i>	
<i>Pseudanabaena limnetica</i>	
<i>Merismopedia spp.</i>	Hindák (1992a)
<i>Microcystis spp.</i>	Komárek (1991)
<i>Planktolyngbya limnetica</i>	Komárková-Legnerová & Cronberg (1992)
<i>Pseudanabaena galeata</i>	Romo & Miracle (1993)
<i>Woronchinia spp.</i>	Komárek & Komárková-Legnerová (1992)
<i>Coelosphaerium spp.</i>	
<i>Snowella spp.</i>	
Bacillariophyceae	Krammer & Lange-Bertalot (1986)
Chlorophyceae	Ettl (1983)
Chrysophyceae	Starmach (1985)
Conjugatophyceae	Förster (1982)
Cryptophyceae	Huber-Pestalozzi (1968)
Dinophyceae	Popovský & Pfister (1990)

2.11 Toxinanalysen

Partikuläre Microcystine

Die Messungen der partikulären (=intrazellulären) Microcystin-Konzentrationen für die Proben aus dem Screeningprogramm und der Untersuchung zur Dynamik der Cyanobakterien wurden von Birgit Wirsing und Dr. Uwe Neumann (Institut für Biologie II, Mikrobiologie, Universität Freiburg i. Br.) durchgeführt. Die quantitative und qualitative Analyse der Microcystinproben aus dem unten beschriebenen Enclosure Experiment wurden von Jutta Fastner (Umweltbundesamt, Institut für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Berlin) vorge-

nommen. Die Microcystinanalytik erfolgte durch chromatographische Auftrennung der Microcystine mittels RP-HPLC (Reversed Phase - High Performance Liquid Chromatography) und wurde 1995 nach der Methode von Lawton *et al.* (1994) durchgeführt und ab 1996 nach der von Fastner *et al.* (1998) verbesserten Methode. Die Nomenklatur der Microcystine erfolgt nach Carmichael *et al.* (1988).

Gelöste Microcystine

Die gelösten (= extrazellulären) Microcystin-Konzentrationen wurden von Dr. Rita Heinze (Umweltbundesamt, Institut für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Forschungsstelle Bad Elster) bestimmt. Die Bestimmung der Konzentrationen der gelösten Microcystine wurde mittels ELISA (Enzyme Linked Immunosorbent Assay) durchgeführt. Das Nachweisprinzip basiert auf einer Antigen-Antikörper Reaktion von Microcystin und Microcystinantikörper. Der Vorteil dieses Verfahrens gegenüber der Konzentrationsbestimmung mittels HPLC besteht darin, daß sehr geringe Konzentrationen ($< 1 \mu\text{g L}^{-1}$) bestimmt werden können. Allerdings wird bei dem ELISA Verfahren keine direkte Konzentrationsbestimmung durchgeführt, weshalb es als semiquantitativ zu bewerten ist.

Gelöstes und partikuläres Anatoxin-a

Die Bestimmung der gelösten und partikulären Anatoxin-a-Konzentrationen wurden von Dr. Christiane Bumke-Vogt (Umweltbundesamt, Institut für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Berlin) durchgeführt. Die Bestimmung der Konzentrationen von gelöstem (= extrazellulär) und partikulärem (= intrazellulär) Anatoxin-a erfolgte mittels GC/ECD (Gaschromatographie / Electron-Capture-Detection) (Bumke-Vogt *et al.* 1995).

2.12 Enclosure-Experimente

In Enclosures wurde der Einfluß von Sedimentresuspension auf die Dynamik des Phytoplanktons experimentell untersucht. Die Experimente wurden im Langen See in der Zeit vom 11.08.-01.09.1997 durchgeführt.

2.12.3 Enclosure Konstruktion

Zur Konstruktion wurde ein Polyethylenschlauch von 1 m Durchmesser verwendet. Dieser wurde oben an einen Metallreif mit 4 seitlich abstehenden Laschen montiert. Mit den Laschen wurden die Enclosures auf 4 Holzpflöcke montiert, die fest im See verankert waren und 60 cm über die Wasseroberfläche ragten, um zu gewährleisten, daß auch bei Wellengang kein Wasseraustausch zwischen dem See und den Enclosures stattfinden konnte. An der Stelle, wo die Enclosures im Langen See aufgebaut wurden, betrug die Wassertiefe 3 m. Bei 6 von 9

Enclosures war die Folie unten auf einen 40 cm hohen Zylinder aus Edelstahl montiert, der ins Sediment gesteckt wurde. Diese Enclosures beinhalteten ein Wasservolumen von $2,36 \text{ m}^3$. 3 Enclosures wurde bei 2,8 m Wassertiefe also 20 cm über dem Sediment mit einem verschraubbaren Deckel verschlossen. Diese Enclosures beinhalteten ein Wasservolumen von $2,20 \text{ m}^3$. Alle Enclosures waren bis zu einer Tiefe von 1 m mit einem zylinderförmigen Edeltalgitter versehen um Durchmischungen in Folge von Wellenschlag weitmöglichst zu verhindern. Unerwünschter Fischbesatz wurde durch Ausbringen von kleinen Fangnetzen in allen Enclosures während der ersten 24 h beseitigt. Um Möwen fernzuhalten, wurde über die gesamte Anlage ein feines Netz gespannt.

2.12.4 Experimentelles Design

Das Experiment bestand aus 4 Versuchskompartimenten mit je 3 Parallelen (Abb. 2):

1. Enclosures stagnant ohne Sediment: Die Wassersäule blieb über die gesamte Versuchszeit stagnant. Zwischen dem Wasserkörper und dem Sediment bestand kein Kontakt.
2. Enclosures stagnant mit Sediment: Die Wassersäule blieb über die gesamte Versuchszeit stagnant. Zwischen dem Wasserkörper und dem Sediment bestand Kontakt.
3. Enclosures durchmischt: Zwischen dem Wasserkörper und Sediment bestand Kontakt. Zusätzlich wurde im Abstand von 2 Tagen die oberste Sedimentschicht durch Durchmischung resuspendiert. Die Durchmischung wurde mit Hilfe einer Secchischeibe durchgeführt, die in schneller Abfolge mehrmals runtergelassen und wieder hochgezogen wurde, bis die Wassersäule homogen gemischt war und die Sedimentaufwirbelung an der Oberfläche sichtbar wurde.
4. Langer See: 3 Probenahmestellen rund um die Enclosure Anlage

2.12.5 Beprobung

Mit der Beprobung der Versuchskompartimente und der Messung der physikalischen und chemischen Parameter in den Versuchskompartimenten wurde direkt nach der Installation der Enclosures am 11.08.1997 begonnen. Vertikalprofile der Temperatur, der Sauerstoffsättigung und -konzentration, des pH-Wertes, der Lichtintensität und der Chlorophyll *a*-Fluoreszenz wurden alle 2 Tage gemessen. In dem durchmischten Enclosure-Typ wurden diese Parameter direkt vor und nach der Durchmischung gemessen. Aus allen Parallelen der Versuchskompartimente wurde im Abstand von 4 Tagen, insgesamt 6 mal, eine Mischprobe der gesamten Wassersäule entnommen. In dem durchmischten Enclosure-Typ wurde die Mischprobe vor

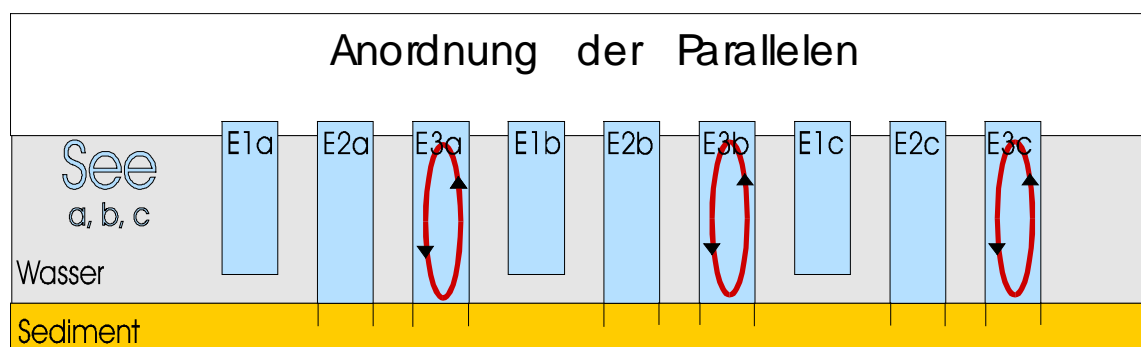
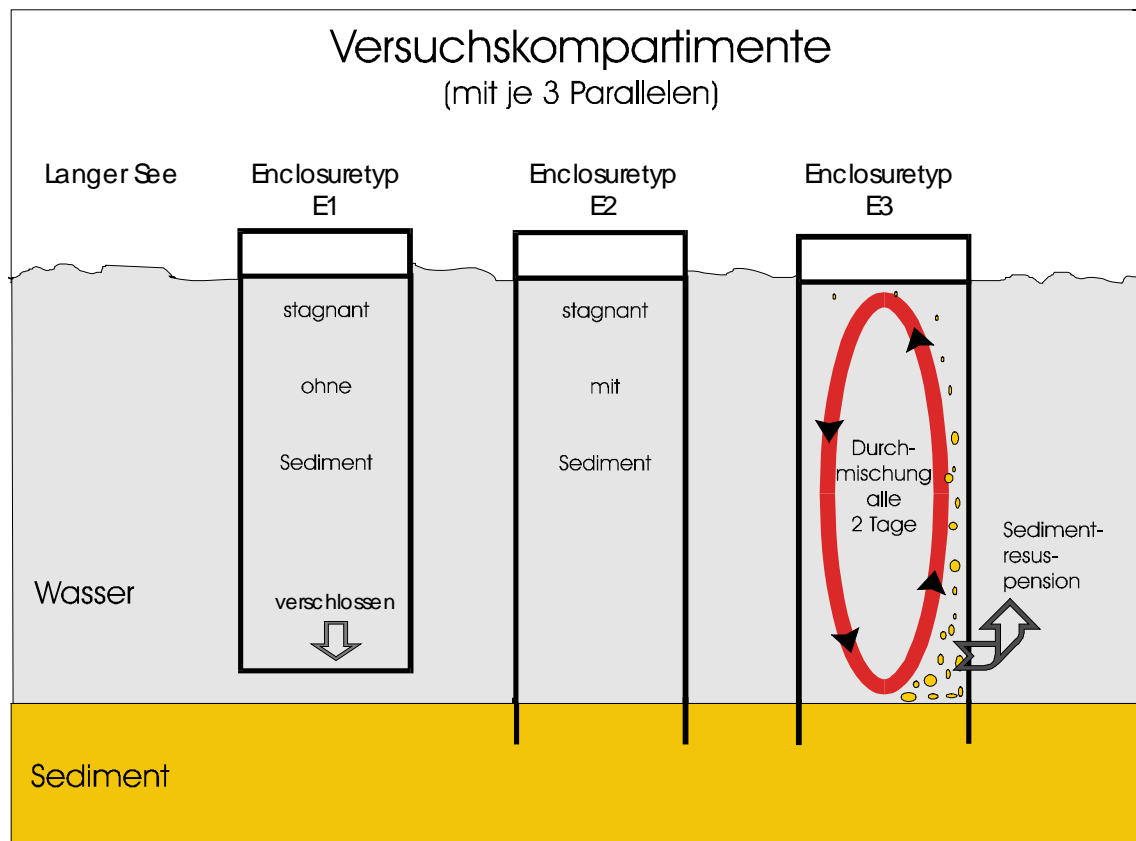


Abbildung 2: Schema der 4 Versuchskompartimente (oben) und Anordnung der Parallelen (unten).

der Durchmischung entnommen. Hierzu wurde ein PVC-Rohr von 6 cm Durchmesser und 3,5 m Länge verwendet. Dieses wurde langsam bis knapp über die Sedimentoberfläche in die Versuchskompartimente eingetaucht und mit einem an einer Schnur befestigten Ball unten geschlossen. Damit wurde jeweils dreimal ein Volumen von 8 L entnommen und zu einer Mischprobe vereinigt. Aus dieser Mischprobe wurden die Konzentrationen der Gesamtnährstoffe (TN und TP) bestimmt sowie die Konzentration der gelösten anorganischen Nährstoffe (DIP, DIN, $\text{SiO}_2\text{-Si}$), die Chlorophyll *a*-Konzentration, die Phytoplanktonzusammensetzung und -biovolumina und die Konzentration der partikulären Microcystine. Für die

Analyse der Microcystin-Konzentrationen wurden hier jeweils dreimal 500 ml aus der Mischprobe jeder Parallele durch ein Membranfilter (0,45 µm Porenweite) filtriert.

2.12.6 Messung der Nährstoffpulse und der vertikalen Nährstoffgradienten

Am 2. und 8. (12.08.97 und 18.08.97) Versuchstag wurden in einer feinskaligen Zeitreihe die Konzentrationen der Gesamtnährstoffe (TN, TP) und der gelösten anorganischen Nährstoffe (DIN, DIP, Silizium) aus vertikalen Mischproben einer Parallele des durchmischten Enclosure-Typs gemessen. Die 1. Zeitreihe wurde zusammen mit der ersten Durchmischung am 12.08.97 aufgezeichnet, die 2. Zeitreihe zusammen mit der 4. Durchmischung am 18.08.97. Die 1. Messung erfolgte jeweils direkt vor der Durchmischung und die 2. Messung direkt nach der Durchmischung. Für die 1. Zeitreihe wurden 2 weitere Messungen im Abstand von 3 Stunden durchgeführt. Bei der 2. Zeitreihe folgten 2 weitere Messungen im Abstand von 1 Stunde und eine 3. Messung nach weiteren 5 Stunden. Vor der 4. Durchmischung wurden zusätzlich vertikale Nährstoffgradienten in dem durchmischten Enclosure und in je einer Parallele der beiden anderen Enclosure-Typen gemessen. Hierzu wurden Wasserproben aus verschiedenen Tiefen (0,1 m, 0,8 m, 1,5 m, 2,2 m und 2,8 m) mit einem Schlauch und einer Handpumpe entnommen.

2.12.7 Messung der diurnalen Rhythmik von Temperatur, Sauerstoff, pH-Wert und Chlorophyll *a*-Fluoreszenz

Die Veränderungen der vertikalen Ausprägung von Temperatur, Sauerstoff und pH-Wert sowie der Chlorophyll *a*-Fluoreszenz im Tagesverlauf wurden zweimal gemessen: Vom 11.08.97, 19:00 h bis zum 13.08.97, 7:00 h und vom 17.08.97, 19:00 bis zum 18.08.97, 19:00 h. Sondenmessungen zu diesen Parametern erfolgten in allen Enclosures im Abstand von ca. 4 Stunden und im Langen See im Abstand von ca. 2 Stunden. Die Messung der Chlorophyll *a*-Fluoreszenz dient indirekt der Erfassung der vertikalen Verteilung des Phytoplanktons.

3 Ergebnisse und Diskussion

3.1 Screening zum Vorkommen von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien in 10 Gewässern der Scharmützelseeregion

In diesem Kapitel soll zunächst eine allgemeine vergleichende Beschreibung der Phytoplanktonbiovolumina und –zusammensetzung für die Untersuchungsgewässer gegeben werden. Nachfolgend wird detaillierter auf Besonderheiten in der Dominanz und im Vorkommen von Cyanobakterien eingegangen. Und schließlich werden die ermittelten Toxin-konzentrationen in Relation zum Vorkommen und der Dominanz von Cyanobakterien behandelt. Eine vergleichende Darstellung der Biovolumina des Phytoplanktons, der relativen Zusammensetzung der Cyanobakterien und der Microcystin-Konzentrationen für die 10 Untersuchungsgewässer wird hierfür in Abbildung 3 präsentiert.

3.1.1 Allgemeine Charakterisierung des Phytoplanktons unter besonderer Berücksichtigung der Cyanobakterien

Die im Rahmen dieser Arbeit ermittelten Biovolumina des gesamten Phytoplanktons erstrecken sich über einen weiten Bereich von 0,2 bis 50 mm³ L⁻¹. Die Größenordnung der Biovolumina für die einzelnen Gewässer steht in Relation zur deren Trophie. Im Tiefen See, der als einziges mesotrophes Gewässer in die Untersuchung einging, liegt das Phytoplanktonbiovolumen in einem vergleichsweise niedrigen Bereich von 0,2-3,2 mm³ L⁻¹. Die eutrophen Gewässer, der Springsee, der Große und Kleine Glubigsee, der Wolziger See und der Scharmützelsee, weisen Biovolumina in einem Bereich von 5-15 mm³ L⁻¹ auf. Die polytrophen Gewässer, der Melangsee und der Springsee, von 15-40 mm³ L⁻¹. In dem ebenfalls als polytroph klassifizierten Storkower See liegen die Biovolumina dagegen mit 10-15 mm³ L⁻¹ in der gleichen Größenordnung wie die der eutrophen Gewässer. Schließlich wurden die höchsten Biovolumina von 30-50 mm³ L⁻¹ in dem als hochpolytroph klassifizierten Langen See ermittelt. Der Anteil der Cyanobakterien am Gesamtbiovolumen des Phytoplanktons ist im Tiefen See sehr gering. Er lag an 3 von 4 Untersuchungsterminen zwischen 1 % und 10 %, nur im April 1995 erreichten Cyanobakterien hier einen Anteil von 60 %. In allen anderen Untersuchungsgewässern dominieren Cyanobakterien das Phytoplankton während der Beobachtungszeit. Der vergleichsweise geringe Anteil des eukaryotischen Phytoplanktons besteht in erster Linie aus Dinophyceen, Diatomeen und Cryptophyceen.

Aus welchen Arten setzt sich das Biovolumen der Cyanobakterien in den Untersuchungsgewässern zusammen? Eine komplette Artenliste der Cyanobakterien ist auf Seite 23 zusammengestellt. Für die Darstellung der relativen Zusammensetzung der Cyanobakterien wurden diese mit Ausnahme von *Planktothrix agardhii*, *Planktothrix rubescens* und *Cylindrospermopsis raciborskii* nach Gattungen zusammengefaßt. Bevor die unterschiedlichen Cyanobakteriendominanzen der jeweiligen Gewässer im Detail erörtert werden, soll an dieser Stelle kurz auf die Arten, die hier unter *Limnothrix* spp. zusammengefaßt wurden, ein

gegangen werden. Hierzu gehören *L. redekei*, *L. amphigranulata* und *L. planktonica* sowie *Pseudanabaena limnetica*. Die 1-3 µm breiten Zellen - mit und ohne Vakuolen - dieser Arten sind zu lange Trichomen (Zellfäden) aneinander gereiht. Für die taxonomische Klassifizierung sind besonders die Zellbreite sowie die Anzahl, Größe und Lage der Vakuolen von Bedeutung (Meffert, 1987, 1988). Hinsichtlich dieser Bestimmungsmerkmale zeigten diese Arten eine große Variabilität sowohl im Jahresverlauf als auch zwischen verschiedenen Gewässern. Eine eindeutige taxonomische Abgrenzung zwischen den verschiedenen *Limnothrix*-Arten und *P. limnetica* war daher nicht immer möglich. Aus diesem Grund wurde hier *P. limnetica* mit den verschiedenen *Limnothrix*-Arten zusammengefaßt. Gleiche Beobachtungen zur morphologischen Variabilität dieser Arten, aufgrund derer eine taxonomische Einteilung nicht immer möglich ist, werden beispielsweise auch von Gibson & Smith (1982) beschrieben.

Das Vorkommen von Cyanobakterien soll zunächst für den Tiefen See erörtert werden, der im Vergleich zu den anderen Untersuchungsgewässern eine Sonderstellung einnimmt. Die bedeutendste Cyanobakterienart im Tiefen See ist *Planktothrix rubescens*, die in keinem der anderen Untersuchungsgewässer registriert wurde. Morphologisch läßt sich *P. rubescens* kaum von *P. agardhii* unterscheiden. *P. rubescens* besitzt jedoch das akzessorische Pigment Phycoerythrin, das in *P. agardhii* nicht vorhanden ist. Die Identifizierung von *P. rubescens* konnte daher cytophotometrisch erfolgen. *P. rubescens* ist im Tiefen See überwiegend im Metalimnion eingeschichtet und erreicht im Winter und im Frühjahr ihre Populationsmaxima (Rücker 1999). Derartige metalimnische Einsichtungen werden häufig für *P. rubescens* beschrieben (z.B. Zimmermann, 1969, Kanopka, 1982, Willmitzer, 1997). Die höchsten Biovolumenanteile erreicht *P. rubescens* hier am 05.04.95 und am 25.04.96. Zu diesen Zeitpunkten war der Tiefe See noch nicht stabil geschichtet, weshalb bei der Probenahme die gesamte Wassersäule berücksichtigt wurde. Daraus erklärt sich der hohe Anteil von *P. rubescens* zu diesen Zeitpunkten. Zu den beiden Untersuchungsterminen während der Sommerstagnation wurde nur das Epilimnion beprobt, daher wurden mögliche metalimnische Einsichtungen von *P. rubescens* nicht erfaßt. Der geringe Anteil der Cyanobakterien im Epilimnion setzte sich zu diesen Zeitpunkten aus *Anabaena solitaria* und *Anabaena flos-aquae* sowie *Aphanizomenon flos-aquae* und *Limnothrix* spp. zusammen. Alle anderen Untersuchungsgewässer werden deutlich durch *P. agardhii* bzw. *Limnothrix* spp. dominiert. Am deutlichsten stellt sich dieses Phänomen am Beispiel des Petersdorfer Sees dar, der ausschließlich durch *Limnothrix* spp. dominiert wird. Hier wurden im Beobachtungszeitraum lediglich Einzelfunde für *Aphanizomenon gracile*, *Cylindrospermopsis raciborskii* und *P. agardhii* gemacht. Ebenfalls deutlich durch *Limnothrix* spp. dominiert werden die Gewässer Springsee, Großer und Kleiner Glubigsee, Scharmützelsee und Storkower See. *P. agardhii* erreicht hier nur sehr geringe Anteile am Biovolumen der Cyanobakterien. Im Melangsee trat *P. agardhii* jeweils zu Beginn der Beobachtungszeit dominant in Erscheinung, hierauf folgt jedoch in beiden Jahren eine längere Dominanz von *Limnothrix* spp. Im Wolziger See treten zu gleichen Teilen

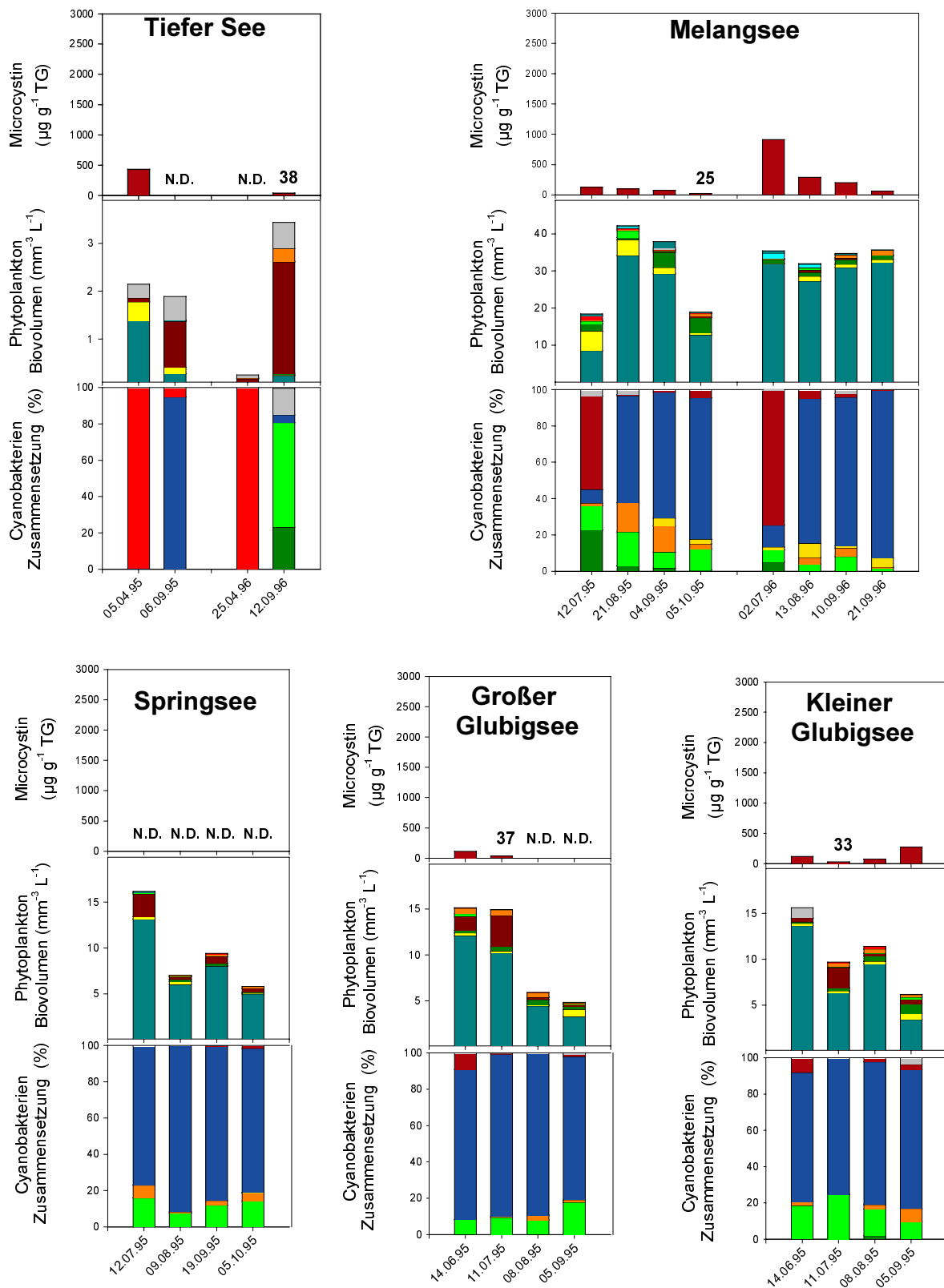
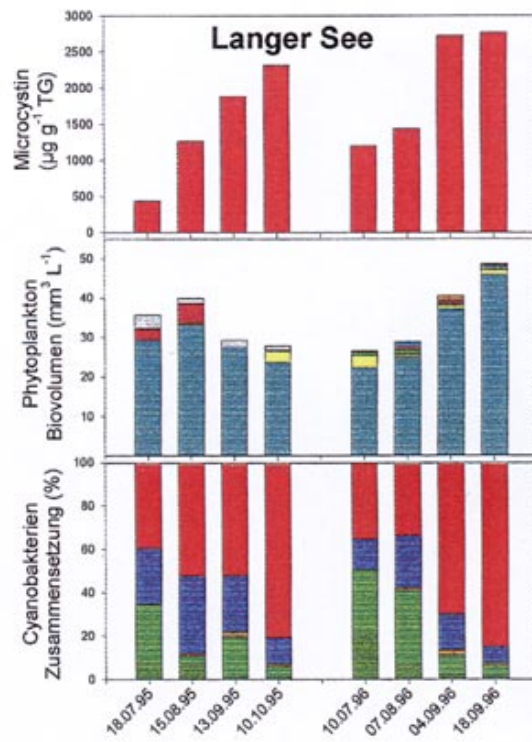
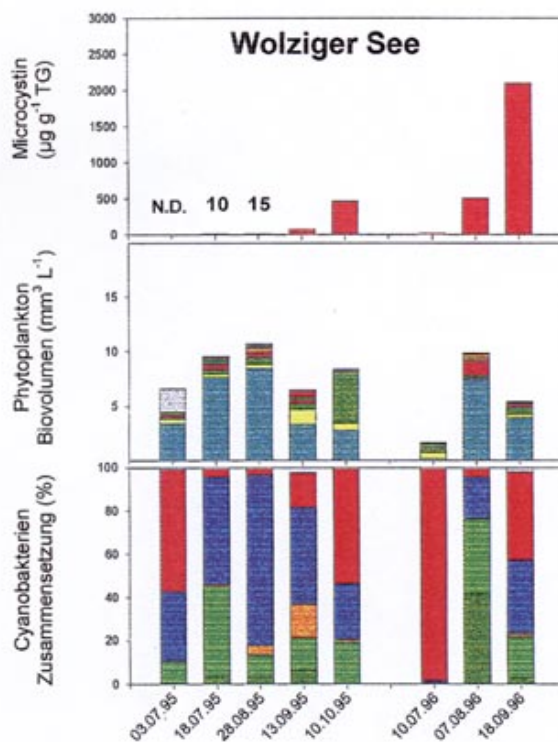
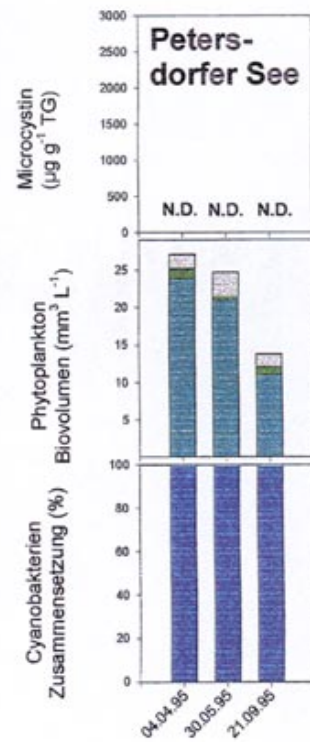
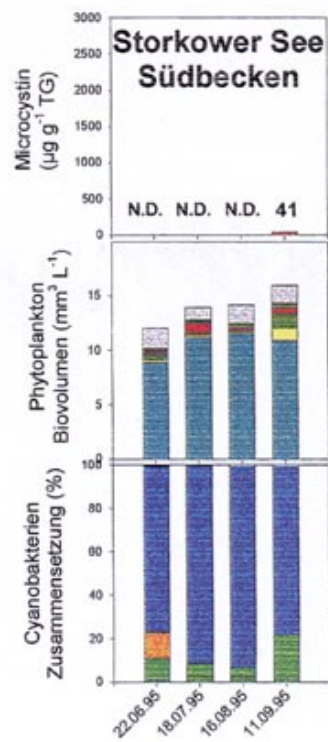
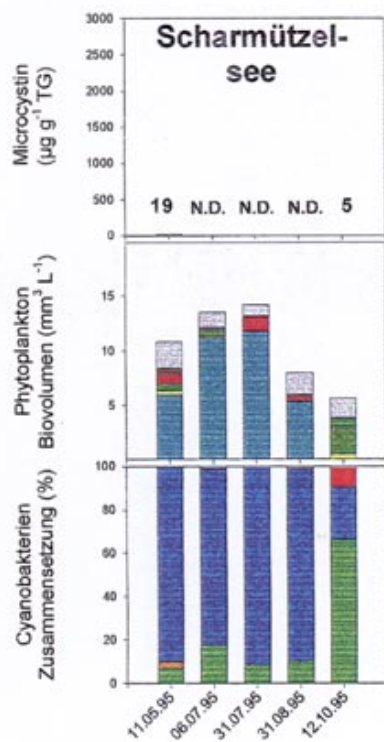


Abbildung 3: Gesamt Microcystin-Konzentrationen, Phytoplanktonbiovolumen und –zusammensetzung und relative Zusammensetzung der Cyanobakterien für 10 Gewässer der Scharmützelseeregion im Sommer 1995 und teilweise 1996. Die Microcystin-Konzentrationen sind für alle Gewässer einheitlich skaliert, sehr geringe Konzentrationen sind als Zahlen eingetragen (N.D. = not detectable).



Phytoplankton

- Cyanobakterien
- Diatomeen
- Cryptophyceen
- Dinophyceen
- Chlorophyceen
- Chrysophyceen
- Euglenophyceen
- Conjugatophyceen
- Nanoplankton

Cyanobakterien

- Anabaena spp. und Anabaenopsis spp.
- Aphanizomenon spp.
- C. raciborskii
- Microcystis spp.
- Limnithrix spp.
- P. agardhii
- P. rubescens
- sonstige Cyanobakterien

Dominanzen von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* auf und schließlich wird der Lange See während des gesamten Beobachtungszeitraumes durch *P. agardhii* dominiert.

Als primäres Charakteristikum aller Untersuchungsgewässer kann hier die Dominanz von Cyanobakterien der Ordnung *Oscillatoriales* festgehalten werden. Eine weitere Differenzierung der Gewässer ergibt sich durch die Dominanz von entweder *Limnothrix* spp. oder *P. agardhii*. Dies soll in einem gesonderten Kapitel (3.1.2.1) im Anschluß ausführlicher diskutiert werden.

In der Reihenfolge ihrer Bedeutung am Biovolumen der Cyanobakterien sind an nächster Stelle Arten der Gattung *Aphanizomenon* zu nennen. Wobei in den polymiktischen Flachseen überwiegend *Aphanizomenon gracile* vertreten ist und zu einem geringeren Anteil *Aphanizomenon isatschenkoi*, während *Aphanizomenon flos-aquae* nur vereinzelt vorkommt. In den dimiktischen tiefen Gewässern tritt dagegen *Aphanizomenon flos-aquae* als bedeutendste Art dieser Gattung auf, während der Anteil von *A. gracile* und *A. isatschenkoi* sehr gering ist. Vorkommen von *A. flos-aquae* in tiefen dimiktischen Gewässern sind auch aus zahlreichen anderen Gewässern bekannt (z.B. Uehlinger 1981b). Für polymiktische Flachseen, beispielsweise den Großen Müggelsee (Brandenburg), werden dagegen sowohl ausgeprägte Entwicklungen für Populationen von *A. flos-aquae* als auch von *A. gracile* beschrieben (Kohl *et al.* 1985). Nach Untersuchungen von Nixdorf (1994) sind jedoch auch im großen Müggelsee für den Beginn der Populationsentwicklung von *A. flos-aquae* längere Phasen der Stagnation der Wassersäule ausschlaggebend. Eine weitere Art der Gattung *Aphanizomenon*, für die Einzelfunde im Langen See und im Melangsee gemacht wurden, stellt *Aphanizomenon aphanizomenoides* dar. Diese sind besonders bemerkenswert, da Vorkommen von *A. aphanizomenoides* in unseren Breitengraden bisher nicht registriert wurden. Die meisten Beobachtungen zum Vorkommen dieser Art stammen aus tropischen und subtropischen Regionen, nur vereinzelt wurde sie in Südeuropa (Türkei) beobachtet (Horecká & Komárek 1979). Im gleichen Kontext ist hier das Vorkommen von *Cylindrospermopsis raciborskii* bemerkenswert, die wie *A. aphanizomenoides* eher aus tropischen und subtropischen Regionen bekannt ist. Im Gegensatz zu *A. aphanizomenoides*, tritt *C. raciborskii* in allen Untersuchungsgewässern, mit Ausnahme des Tiefen Sees, auf und erreicht in einem Teil der Gewässer mit bis zu 15% einen beachtlichen Anteil am Biovolumen der Cyanobakterien. Auf das Vorkommen und Entwicklungspotential dieser Art in unseren Gewässern wird ebenfalls im folgenden Kapitel ausführlich eingegangen. Einen weiteren nennenswerten Anteil am Biovolumen der Cyanobakterien haben im Melangsee, im Langen See und im Wolziger See an einigen Untersuchungsterminen *Anabaena* spp. (hauptsächlich *A. flos-aquae*, *A. solitaria* und *A. compacta*) und *Anabaenopsis* spp. (überwiegend *Anabaenopsis elenkinii*). Ferner tritt im Melangsee, als einzigem Gewässer, *Microcystis* spp. (überwiegend *M. aeruginosa*) mit einem relevanten Anteil am Biovolumen der Cyanobakterien auf. Alle anderen Cyanobakterien Arten wurden nur vereinzelt beobachtet und mit meist sehr geringen Biovolumina, weshalb sie hier unter "Sonstige" zusammengefaßt wurden.

Cyanobakterien Artenliste

Anabaena compacta

Anabaena crassa (LEMM.) KOM.-LEGN et CRONB.

Anabaena flos-aquae BREB. ex. BORN. et FLAH.

Anabaena macrospora KLEB.

Anabaena mendotae TRELEASE

Anabaena solitaria KLEB.

Anabaena spiroides KLEB.

Anabaenopsis arnoldii APTEK.

Anabaenopsis cunningtonii TAYLOR

Anabaenopsis elenkinii MILLER

Aphanizomenon aphanizomenoides (FORTI) HORECKÁ et KOMÁREK

Aphanizomenon flos-aquae RALF ex. BORN. et FLAH.

Aphanizomenon gracile (LEMM.) LEMM.

Aphanizomenon issatschenkoi (USAC.) PROSK.-LAVR.

Chroococcus limneticus LEMM.

Chroococcus minutus (KÜTZ.) NÄG.

Coelosphaerium kuetzingianum NÄG.

Cylindrospermopsis raciborskii (WOLOSZ.) SEENAYYA et SUBBA RAJU

Gomphospherium spec.

Limnothrix planktonica (WOLOSZ.) MEFFERT

Limnothrix amphigranulata (VAN GOOR) MEFFERT

Limnothrix redekei (VAN GOOR) MEFFERT

Merismopedia tenuissima LEMM.

Microcystis aeruginosa (KÜTZ.) KÜTZ.

Microcystis botrys TEILING

Microcystis flos-aquae (WITTR.) KIRCHN.

Microcystis wesenbergii (KOM.) KOM.

Microcystis viridis LEMM.

Planktolyngbya limnetica LEMM.

Planktothrix agardhii (GOM.) ANAGN. et KOM.

Planktothrix rubescens (DC. ex GOM.) ANAGNOS. et KOM.

Pseudanabaena galeata BÖCHER

Pseudanabaena limnetica LEMM.

Pseudanabaena mucicola (NAUM. et HUB.-PEST.) BOURR.

Raphidiopsis mediterranea SKUJA

Snowella litoralis (HÄYRÉ) KOM. et HIND.

Woronichinia naegeliana (UNGER) ELENKIN

3.1.2 Besonderheiten im Vorkommen und der Dominanz von Cyanobakterien

3.1.2.1 Dominanzen von *Planktothrix agardhii* und *Limnothrix* spp.

Bereits aus den sehr frühen limnologischen Untersuchungen an Gewässern der Scharmützel-seeregion von Czerny (1938), Wundsch (1940) und Schäperclaus (1941) geht hervor, daß zahlreiche stark eutrophierte Gewässer dieser Region überwiegend durch Arten der Ordnung Oscillatoriales dominiert werden. Jüngere Untersuchungen von Rücker *et al.* (1997), die 1993/94 - im Vorfeld des hier präsentierten Screenings - an 6 polymiktischen Flachseen der Region durchgeführt wurden, zeigten, daß diese Gewässer nach wie vor von Oscillatoriales, entweder *Limnothrix* spp. oder *P. agardhii*, dominiert werden. Diese 6 Untersuchungs-gewässer wurden von Rücker *et al.* (1997) auf der Grundlage der vorherrschenden Dominanzen klassifiziert in "Limnothrix-Seen" (Melangsee, Petersdorfer See und Kleiner Glubigsee) und "Planktothrix-Seen" (Langer See, Wolziger See, und Lebbiner See). 5 dieser Gewässer wur-den auch in dem hier präsentierten Screening berücksichtigt. Für diese wurden die gleichen Dominanzen von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* gefunden, lediglich die Dominanzverhält-nisse im Wolziger See weichen im Sommer 1995/96 teilweise von denen im dem Sommer 1993/94 ab. Während im Sommer 1993/94 der Anteil von *P. agardhii* immer deutlich größer war als der von *Limnothrix* spp., wurden im Sommer 1995/96 nur bei der Hälfte der Unter-suchungstermine deutlich höhere Anteile von *P. agardhii* gefunden und zur anderen Hälfte höhere Anteile von *Limnothrix* spp. Mit Ausnahme des Wolziger Sees bestätigen die Ergeb-nisse aus dem Screeningprogramm die von Rücker *et al.* (1997) vorgenommene Klassifizie-rung der Gewässer als "Limnothrix-Seen" und "Planktothrix-Seen". Ferner zeigen die Ergeb-nisse, daß es sich bei der Dominanz von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* um ein über mehrere Jahre wiederkehrendes Muster handelt. Ergänzend zu den Ergebnissen von Rücker *et al.* (1997) geht aus den Ergebnissen des Screeningprogramms hervor, daß auch die hier unter-suchten tiefen dimiktischen Gewässer der Region, mit Ausnahme des Tiefen Sees, alle von *Limnothrix* spp. dominiert werden, während *P. agardhii* in diesen Gewässern nur einen unbe-deutenden Anteil am Biovolumen erreicht. Auch für zahlreiche Gewässer außerhalb der Scharmützel-seeregion werden Vorkommen von *Limnothrix* spp. sowohl für dimiktische als auch für polymiktische Gewässern beschrieben (Übersicht in Meffert 1989). Dagegen werden Vorkommen von *P. agardhii* überwiegend für polymiktische Flachseen beschrieben (z.B. Berger 1984, Berger & Bij de Vaate 1983, Nixdorf & Hoeg 1993), teilweise aber auch für dimiktische Gewässer mit geringen Tiefen, beispielsweise dem Schlachtensee (Z_{mean} 4,7 m) (z.B. Chorus 1989) oder dem Edebergsee (Z_{mean} 7,0 m) (Meffert 1989). In flachen dimikti-schen und polymiktischen Gewässern treten *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* häufig gemein-sam auf, bilden aber ihre Populationsmaxima zu unterschiedlichen Jahreszeiten aus: *Limnothrix* spp. meistens im Frühjahr und *P. agardhii* meisten vom Sommer bis in den Herbst hinein (z.B. Nixdorf & Hoeg 1993). Bei der Behandlung von Fragestellungen zum Vorkom-

men und der Ökologie von Cyanobakterien werden *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* häufig in einer Gruppe zusammengefaßt. Beispielsweise werden sie von Reynolds (1997) als typische Repräsentanten einer Phytoplanktonassoziation (Assoziation S) zusammengefaßt oder in Untersuchungen zur unterschiedlichen Dominanz von Cyanobakterien gemeinsam in der übergeordneten Ebene der *Oscillatoriales* abgehandelt (z.B. Schreurs 1992). Die Ergebnisse aus dem Gewässerscreening zeigen deutlich Unterschiede im Vorkommen und der Dominanz von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* zwischen den Gewässern, die auf relevante Unterschiede in den ökologischen Ansprüchen zwischen diesen Arten schließen lassen. Rücker *et al.* (1997) fanden Anhaltspunkte dafür, daß Dominanzen von *P. agardhii* begünstigt werden durch eine höhere Frequenz von Durchmischungsereignissen sowie durch niedrigere Verhältnisse von Gesamtstickstoff zu Gesamtphosphor. Umgekehrt fanden sie Hinweise dafür, daß Dominanzen von *Limnothrix* spp. begünstigt werden durch eine geringere Frequenz von Durchmischungsereignissen sowie durch geringe Konzentrationen von gelöstem anorganischem Phosphor und niedrigerem Lichtangebot. Eine weiterreichende Klärung der Frage, welche Faktoren die Dominanzen von *Limnothrix* spp. bzw. *P. agardhii* begünstigen, soll hier zum einen exemplarisch anhand der Untersuchungen zur Phytoplanktodynamik in 3 ausgewählten Flachseen (Kap. 3.2) und zum anderen durch eine experimentelle Untersuchung zum Einfluß von Durchmischung auf die Phytoplanktodynamik (Kap. 3.3) vorgenommen werden.

3.1.2.2 Vorkommen und Abschätzung des Entwicklungspotentials von *Cylindrospermopsis raciborskii*

Cylindrospermopsis raciborskii wurde erstmals von Woloszyńska (1912) aus einem See in Zentral Java als *Anabaena raciborskii* beschrieben. Bei weiteren Funden dieser Art in den Tropen und Subtropen wird diese (aufgrund des Wandels, dem die Taxonomie der Cyanobakterien bis heute unterlag) auch als *Cylindrospermum kaufmannii*, *Cylindrospermum doryphorum*, *Anabaenopsis raciborskii* und *Aphanizomenon kaufmannii* beschrieben. Nach den neuesten taxonomischen Kriterien werden all diese Arten als *Cylindrospermopsis raciborskii* eingeordnet (Horecká & Komárek, 1979). Im Laufe des 20. Jahrhunderts fand eine extreme Ausbreitung dieser Art statt, die von Padisák (1997) beschrieben wurde. In Nordeuropa trat *C. raciborskii* erstmals 1970 im Plattensee (Padisák, 1997), 1990 im Lieps See, Brandenburg (Krienitz & Hegewald, 1996), 1993 in der Alten Donau (Dokulil & Mayer, 1996), 1994 in einem kleinen See nördlich von Paris (Couté *et al.*, 1997) auf. In der Scharmützelseeregion wurde *C. raciborskii* erstmals 1994 in 3 von 12 Untersuchungs-gewässern, dem Lebbiner See, dem Petersdorfer See und dem Großen Glubigsee beobachtet (Wiedner & Nixdorf, 1997). Die hier präsentierten Ergebnisse zeigen, daß *C. raciborskii* ab 1995 in allen Untersuchungs-gewässern - mit Ausnahme des Tiefen See – vorkommt. Ihr relativer Anteil am Biovolumen der Cyanobakterien betrug 1-15%, ihre absoluten Biovolumina betrugen 1-5 mm³ L⁻¹, wobei die höchsten Werte jeweils im Melangsee ermittelt wurden. Zu-

sammen mit dem Lieps See, Brandenburg (Krienitz & Hegewald, 1996), stellen die Gewässer der Scharmützelseeregion das derzeit nördlichste bekannte Verbreitungsgebiet dar.

Im Zusammenhang mit dem Entwicklungspotential und der weiteren Ausbreitung dieser Art, wird in erster Linie die Temperatur als begrenzender Faktor diskutiert. Akineten von *C. raciborskii* keimen erst bei Wassertemperaturen von 22-23,5°C Górzó (1987). In tropischen und subtropischen Ländern kommt *C. raciborskii* erst bei Wassertemperaturen von 22-33°C vor und ein nennenswertes Populationswachstum wurde erst ab 25°C beobachtet (z.B. Branco & Senn, 1994, Kalff & Watson, 1986, Hawkins, 1996). Vergleichbar zu den Beobachtungen aus tropischen Ländern wurden im Plattensee, Ungarn (Tóth & Padisák, 1986) und in einem Gewässer nahe Paris (Couté *et al.*, 1997) Wachstum von *C. raciborskii* erst bei Wassertemperaturen über 20°C beobachtet. Massenentwicklungen traten in Frankreich erst bei 29°C auf (Couté *et al.*, 1997). Padisák (1997) konnte zeigen, daß das Vorkommen von *C. raciborskii* in gemäßigten Breiten fast ausschließlich auf Flachseen beschränkt ist und führt dies auf die höheren Wassertemperaturen von Flachseen im Vergleich zu tiefen Seen zurück. Die Ergebnisse aus dem Gewässerscreening zeigen, daß die höchsten Biovolumina von *C. raciborskii* in einem Flachsee, dem Melangsee, auftraten, was in Übereinstimmung mit Padisák (1997) steht. Konträr hierzu sind die Befunde, daß *C. raciborskii* in der Scharmützelseeregion auch in tiefen Gewässern mit einem beachtenswerten Anteil am Biovolumen auftrat. Die Wassertemperaturen in den untersuchten Flachseen liegen während der Sommermonate in einem Bereich von 16-25°C. Die maximalen Wassertemperaturen im Epilimnion der tiefen Seen erreichen ebenfalls Werte von 22-25°C. Legt man die Temperaturansprüche, die für südlichere Populationen von *C. raciborskii* beschrieben werden, zugrunde, dann ist in beiden Gewässertypen eine Entwicklung dieser Art während der Sommermonate möglich. In den tiefen Gewässern könnte ihre Entwicklung jedoch dadurch eingeschränkt sein, daß die Keimung ihrer Akineten dort lokal auf flachere Uferregionen beschränkt ist, in denen im Benthos Temperaturen erreicht werden, die eine Keimung ermöglichen. Inwieweit die Temperaturansprüche der Populationen von *C. raciborskii* in den Gewässern der Scharmützelseeregion mit denen von südlicheren Populationen übereinstimmen, ist fraglich. Nennenswerte Biovolumina von *C. raciborskii* wurden bei dem Gewässerscreening im Scharmützelsee, im Storkower See und im Kleinen Glubigsee bereits im Mai bzw. Juni bei Wassertemperaturen von 13-19°C gefunden. Hinweise auf niedrigere Temperaturansprüche dieser Art wurden auch von Dokulil & Mayer (1996) gefunden, die Massenentwicklungen von *C. raciborskii* in der Alten Donau (Wien) bei Wassertemperaturen von 15-18°C beobachteten. Es erscheint daher durchaus möglich, daß im Laufe der nordwärtsgerichteten Verbreitung von *C. raciborskii* ein Genotyp mit niedrigeren Temperaturansprüchen selektiert wurde.

Wenn das Wachstum von *C. raciborskii* nicht temperaturlimitiert ist, dann sind aufgrund der derzeitigen bereits hohen Inocula dieser Art in den hier untersuchten Gewässern, und aufgrund der Beobachtungen aus anderen Regionen weitere Zunahmen des relativen und absoluten Anteils am Phytoplanktonbiovolumen bis hin zu Dominanz dieser Art nicht auszu-

schließen. Beispiele aus tropischen Regionen belegen, daß sich kurze Zeit nach ihrem ersten Auftreten in natürlichen Gewässern oder neuangestauten Talsperren bereits extreme Massentwicklungen ausbildeten. Die Beobachtungen vom Plattensee (G.-Tóth & Padisák, 1986), der Alten Donau (Dokulil & Mayer, 1996) und aus Frankreich (Couté *et al.*, 1997) machen darüber hinaus deutlich, daß *C. raciborskii* auch in nördlicheren Breitengraden befähigt ist, innerhalb kürzester Zeit Massentwicklungen hervorzubringen. Dabei zeigen die Ergebnisse von Dokulil & Mayer (1996) aus der Alten Donau, daß *C. raciborskii* gegenüber *Limnothrix* spp. sehr konkurrenzstark ist. Aus Untersuchungen von Présing *et al.* (1996) geht ferner hervor, daß *C. raciborskii* eine vergleichsweise höhere Affinität gegenüber Ammonium hat als andere N-Fixierer, wodurch sie bei zunehmender N-Limitation später als andere N-Fixierer gezwungen ist, auf die energetisch kostspieligere N-Fixierung umzuschalten und gegenüber diesen konkurrenzstärker ist. In der Scharmützelseeregion könnte demnach besonders in flachen von *Limnothrix* spp. dominierten Gewässern die Möglichkeit bestehen, daß sich dort zukünftig höhere Biovolumina bzw. Dominanzen von *C. raciborskii* ausbilden. Eine mögliche Verschiebung in der Dominanz von *Limnothrix* spp. zu *C. raciborskii* während der Sommermonate ist unter dem Gesichtspunkt, daß *C. raciborskii* das Toxin Cylindrospermopsin bilden kann, von Relevanz. Ob und in welchem Umfang die Populationen in der Scharmützelseeregion Cylindrospermopsin bilden, wurde bisher nicht untersucht. Wie Maustests mit einer *C. raciborskii*-Population aus dem Zámolyi Reservoir in Ungarn belegen, kommen toxische Stämme dieser Art auch in gemäßigten Klimazonen vor (T.-Kozma & Mayer, 1988). Daher ist es naheliegend, daß auch in den Gewässern der Scharmützelseeregion toxische Stämme von *C. raciborskii* vertreten sind.

3.1.3 Microcystin-Konzentrationen und microcystinbildende Cyanobakterien

In allen Gewässern, mit Ausnahme des Petersdorfer Sees und des Springsees, wurden mindestens zu einem Untersuchungstermin Microcystine nachgewiesen (Abb. 3). Die höchsten Microcystin-Konzentrationen wurden im Langen See mit Werten von 500 – 2800 µg g⁻¹ TG ermittelt, gefolgt vom Wolziger See mit maximalen Werten von 2100 µg g⁻¹ TG, dem Melangsee mit maximalen Werten von 900 µg g⁻¹ TG und dem Tiefen See mit maximalen Werten von 400 µg g⁻¹ TG. In allen anderen Gewässern liegen die Microcystin-Konzentrationen unter 250 µg g⁻¹ TG. Betrachtet man die Microcystin-Konzentrationen der jeweiligen Gewässer in Relation zum relativen bzw. absoluten Anteil der Cyanobakterien am Biovolumen des gesamten Phytoplanktons sowie zur Trophie der jeweiligen Gewässer, so lassen sich keine offensichtlichen Zusammenhänge erkennen. Vielmehr geht aus Abbildung 3 bereits hervor, daß ein Zusammenhang zwischen bestimmten Cyanobakterien und der Microcystin-Konzentration besteht. Hohe Microcystin-Konzentrationen wurden bei Dominanzen von *P. agardhii*, keine bzw. sehr geringe Konzentrationen wurden bei Dominanzen von *Limnothrix* spp. ermittelt.

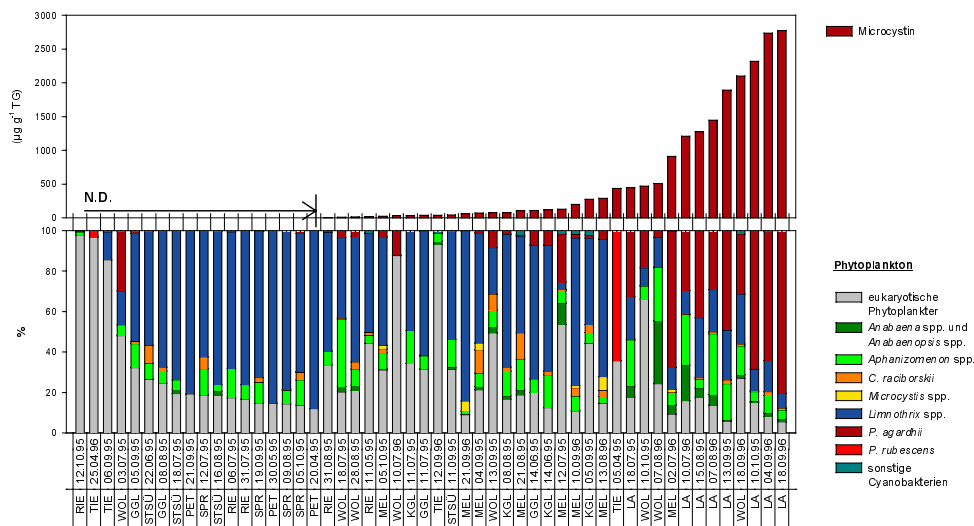


Abbildung 4: Gegenüberstellung der Microcystin-Konzentrationen (geordnet nach zunehmender Konzentration, N.D. = not detectable) zum relativen Anteil der verschiedenen Cyanobakterien am Gesamtbiovolumen des Phytoplanktons. Gewässerabkürzungen: TIE = Tiefer See, MEL = Melangsee, SPR = Springsee, GGL = Großer Glubigsee, KGL = Kleiner Glubigsee, RIE = Scharmützelsee, STSU = Storkower See Südbecken, WOL = Wolziger See, LA = Langer See, PET = Petersdorfer See.

Ein Vergleich der ermittelten Microcystin-Konzentrationen mit dem Biovolumen der verschiedenen Cyanobakterien ist hier aus folgenden Gründen nur eingeschränkt möglich: Für die Microcystinanalytik waren in den ersten beiden Projektjahren große Probenvolumina notwendig. Daher wurde bei der Probenahme eine große Menge Seston mit Hilfe eines Planktonnetzes angereichert. Für diese Sestonproben wurde die Microcystin-Konzentrationen ermittelt, die daher in μg pro Gramm Seston Trockengewicht ausgedrückt werden. Damit stellen sie keine exakte Bezugsgröße dar zum Biovolumen der Cyanobakterien, das aus einem Aliquot der Wassermischprobe bestimmt wurde. Ferner gilt es zu berücksichtigen, daß bei Netzzügen eine selektive Anreicherung von Phytoplanktern und anderen Sestonbestandteilen nicht ausgeschlossen werden kann und die Sestonzusammensetzung selbst variabel ist. Ein exakter Vergleich zwischen Microcystin-Konzentration und dem Biovolumen der verschiedenen Cyanobakterien ist daher nicht möglich. Vernachlässigt man die Variabilität der Sestonzusammensetzung sowie die mögliche selektive Anreicherung des Sestons, dann stellt der relative Anteil der Cyanobakterien am gesamten Biovolumen des Phytoplanktons das bestmögliche Vergleichsmaß dar, um Zusammenhänge zwischen den Microcystin-Konzentrationen und den verschiedenen Cyanobakterien aufzudecken. Zur Veranschaulichung von Zusammenhängen sind die Microcystin-Konzentrationen, geordnet nach zunehmender Konzentration, vergleichend zum relativen Anteil der verschiedenen Cyanobakterien am gesamten Phytoplanktonbiovolumen dargestellt (Abb. 4). Zwei Trends lassen sich hieraus ableiten: Erstens wurden mit zunehmendem Anteil von *P. agardhii* am Biovolumen des Phytoplanktons höhere Microcystin-Konzentrationen des Sestons ermittelt. Zweitens wurden mit zunehmendem Anteil von *Limnothrix* spp. und eukaryotischen Phytoplanktern geringere bzw. keine Microcystin-Konzentrationen ermittelt. Die Microcystin-Konzentrationen in den Untersuchungsgewässern können daher überwiegend auf *P. agardhii* zurückgeführt werden. Microcystinbildende Populationen von *P. agardhii* wurden auch in einer Vielzahl anderer deutscher Gewässer, die 1995/1996 auf Microcystine untersucht wurden, nachgewiesen (Fastner *et al.* 1999) sowie für Gewässer in den Niederlanden (Leeuwangh *et al.* 1983), Norwegen, Schweden und Finnland (Berg *et al.* 1986, Sivonen *et al.* 1990). Vereinzelt wurden hier auch hohe Microcystin-Konzentrationen bei relativ geringen Anteilen von *P. agardhii* am Biovolumen des Phytoplanktons ermittelt, die auf weitere microcystinbildende Arten schließen lassen. Im Tiefen See ist die hohe Microcystin-Konzentration am 05.04.95 auf *P. rubescens* zurückzuführen. Beobachtungen zu microcystinbildenden *P. rubescens* Populationen, die im Metalimnion von mesotrophen Gewässern eingeschichtet sind, wurden beispielsweise auch von Lindholm & Meriluoto (1991) gemacht. Fastner *et al.* (1999) konnten zudem zeigen, daß der Microcystingehalt des Sestons bei Dominanzen von *P. rubescens* mit durchschnittlich $2000 \mu\text{g g}^{-1}$ TG und maximal $5000 \mu\text{g g}^{-1}$ TG weitaus größer ist als bei Dominanzen von *P. agardhii* mit durchschnittlich $1400 \mu\text{g g}^{-1}$ TG, von *Microcystis* spp. mit durchschnittlich $800 \mu\text{g g}^{-1}$ TG und von *Anabaena* spp. mit durchschnittlich $100 \mu\text{g g}^{-1}$ TG. Die hohe Microcystin-Konzentration im Wolziger See am 07.08.96 könnte auch durch *Anabaena* spp. verursacht sein. Verschiedene Ergebnisse aus dem Melangsee lassen sowohl

einen Anteil von *Anabaena* spp. als auch *Microcystis* spp. an den Microcystin-Konzentrationen vermuten. Der Befund, daß sowohl *Anabaena* spp. als auch *Microcystis* spp. Microcystine bilden können, ist generell bekannt (z.B. Sivonen *et al.* 1990, Rinehart *et al.* 1994). Hinsichtlich *Limnothrix* spp. liegen in der Literatur weder positive noch negative Befunde darüber vor, daß diese Arten Microcystine produzieren. Die hier dargestellten Ergebnisse können als deutlicher Hinweis darauf gewertet werden, daß die unter *Limnothrix* spp. zusammengefaßten Arten keine Microcystine produzieren.

3.1.4 Anatoxin-a-Konzentrationen

In den Gewässern Tiefer See, Scharmützelsee, Petersdorfer See, Kleiner Glubigsee und Großer Glubigsee wurde kein Anatoxin-a nachgewiesen. Geringe Konzentrationen von partikulärem und gelöstem Anatoxin-a wurden im Springsee, Wolziger See, Storkower See und Melangsee mit Werten von 0,002 – 0,300 µg L⁻¹ (partikuläres und gelöstes Anatoxin-a) an 22 von 53 Untersuchungsterminen ermittelt. Die höchsten Konzentrationen wurden im Langen See mit Werten bis zu 13,1 µg L⁻¹ (partikuläres und gelöstes Anatoxin-a) ermittelt. Aufgrund der meist negativen Befunde bzw. der sehr niedrigen Konzentrationen in der Mehrzahl der Gewässer wird hier auf eine separate Darstellung der Meßwerte verzichtet. Statt dessen sollen diese exemplarisch in Kapitel 3.2 für den Langen See und den Melangsee im Jahresverlauf und in Relation zu den verschiedenen Cyanobakterien erörtert werden.

Eine Abschätzung des Gefährdungspotentials für den Menschen aufgrund dieser Microcystin- und Anatoxin-a-Konzentrationen, wird in Kapitel 3.2.4 vorgenommen, da dort anhand der Jahresdynamik der Toxine eine umfassendere Darlegung gegeben wird, aus der mögliche maximale Toxinkonzentrationen (besonders im Langen See) hervorgehen, die für eine solche Abschätzung am sinnvollsten erscheinen.

3.2 Fallbeispiele zur Dynamik von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien in drei polymiktischen Flachseen in Relation zu abiotischen Faktoren

Die beiden primären Ergebnisse aus dem Gewässerscreening, unterschiedliche Dominanzen von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. zusammen mit dem Befund, daß toxische Populationen von *P. agardhii* für hohe Microcystin-Konzentrationen in den Gewässern verantwortlich sind, gaben Anlaß für eine weitergehende Untersuchung zur Steuerung der Dynamik von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii*. Da relevante Vorkommen und Dominanzen von *P. agardhii* nur in flachen polymiktischen Gewässern auftraten, diese aber nicht alle von *P. agardhii*, sondern teilweise auch von *Limnothrix* spp. dominiert werden, wurden für die Untersuchung der Dynamik des Phytoplanktons die folgenden Gewässer ausgewählt: Der Lange See als *P. agardhii* dominiertes Gewässer, der Melangsee als teils *P. agardhii* und teils *Limnothrix* spp. dominiertes Gewässer und der Petersdorfer See als *Limnothrix* spp. dominiertes Gewässer. Im Folgenden soll zunächst kurz die Phytoplanktonzusammensetzung und Dynamik vergleichend für die 3 Untersuchungsgewässer beschrieben werden. Im Anschluß wird allgemein die Dynamik der Cyanobakterien vergleichend zu der des eukaryotischen Phytoplanktons in Relation zu abiotischen Faktoren dargestellt und erörtert. Schließlich wird die Dynamik der verschiedenen Cyanobakterien in Relation zu abiotischen Faktoren diskutiert.

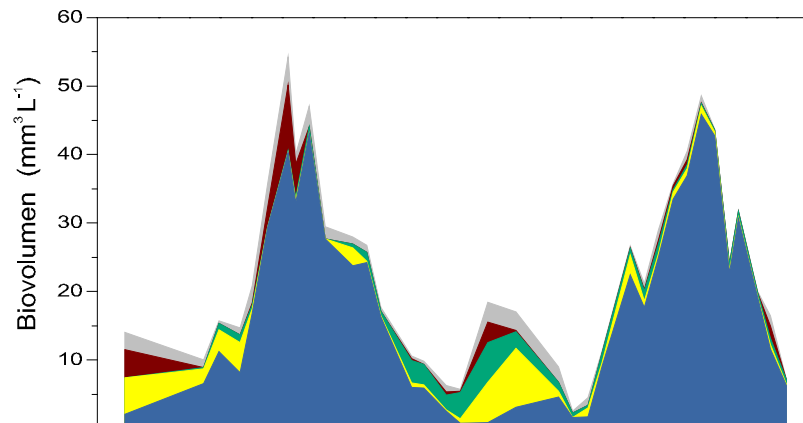
3.2.1 Vergleich der Phytoplanktodynamik in den drei Gewässern

Die Phytoplanktonzusammensetzung und –dynamik ist für die 3 Gewässer vergleichend in Abbildung 5 dargestellt. Die höchsten Biovolumina des gesamten Phytoplanktons wurden im Langer See ermittelt, gefolgt vom Melangsee und dem Petersdorfer See. Alle 3 Gewässer weisen vom Frühjahr bis zum Winter mit meist über 80% am gesamten Phytoplanktonbiovolumen ausgeprägte Dominanzen von Cyanobakterien auf. Dabei wird der Lange See deutlich durch *P. agardhii* dominiert, *Limnothrix* spp. erreicht hier nur im Winter und im Frühjahr einen größeren Anteil am Biovolumen. Im Melangsee überwiegen die Phasen der Dominanz von *Limnothrix* spp., während *P. agardhii* nur im Frühsommer 1996 zur Dominanz gelangte. Der Petersdorfer See wird ausschließlich durch *Limnothrix* spp. dominiert. Die von Rücker *et al.* (1997) anhand der Sommeraspekte 1993/94 zur Phytoplanktonzusammensetzung vorgenommene Einteilung der Gewässer als “Planktothrix-Seen“ (Langer See) und “Limnothrix-Seen“ (Melangsee und Petersdorfer See) lassen sich demnach auch anhand der hier präsentierten Ergebnisse zur Phytoplanktodynamik im Jahresverlauf bestätigen. Einen weiteren relevanten Anteil am Biovolumen der Cyanobakterien haben während der Sommermonate im Langer See und im Melangsee *Aphanizomenon* spp. (hauptsächlich *A. gracile* und *A. isatschenkoi*), *Anabaena* spp. (hauptsächlich *A. flos-aquae*, *A. solitaria* und *A. compacta*) und *Anabaenopsis* spp. (überwiegend *Anabaenopsis elenkinii*). Im Melangsee erreichen darüber hinaus *Cylindrospermopsis raciborskii* und *Microcystis* spp. (überwiegend *M. aeruginosa*) relevante Biovolumina. Das eukaryotische Phytoplankton setzt sich während der Sommer-

Langer See

Phytoplankton

- Cyanobakterien
- Diatomeen
- Cryptophyceen
- Dinophyceen
- Chrysophyceen
- sonstige
Phytoplankter



Cyanobakterien

- *P. agardhii*
- *Limnothrix* spp.
- *Aphanizomenon* spp.
- *Anabaena* spp. und
Anabaenopsis spp.
- *C. raciborskii*
- *Microcystis* spp.
- sonstige
Cyanobakterien

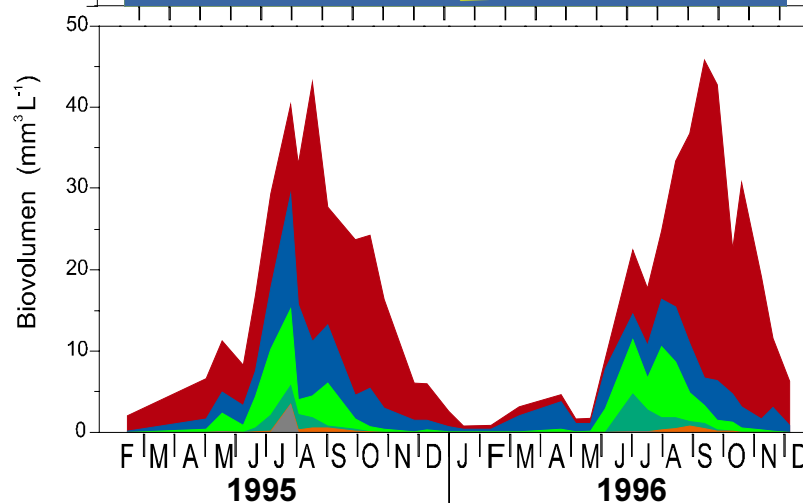
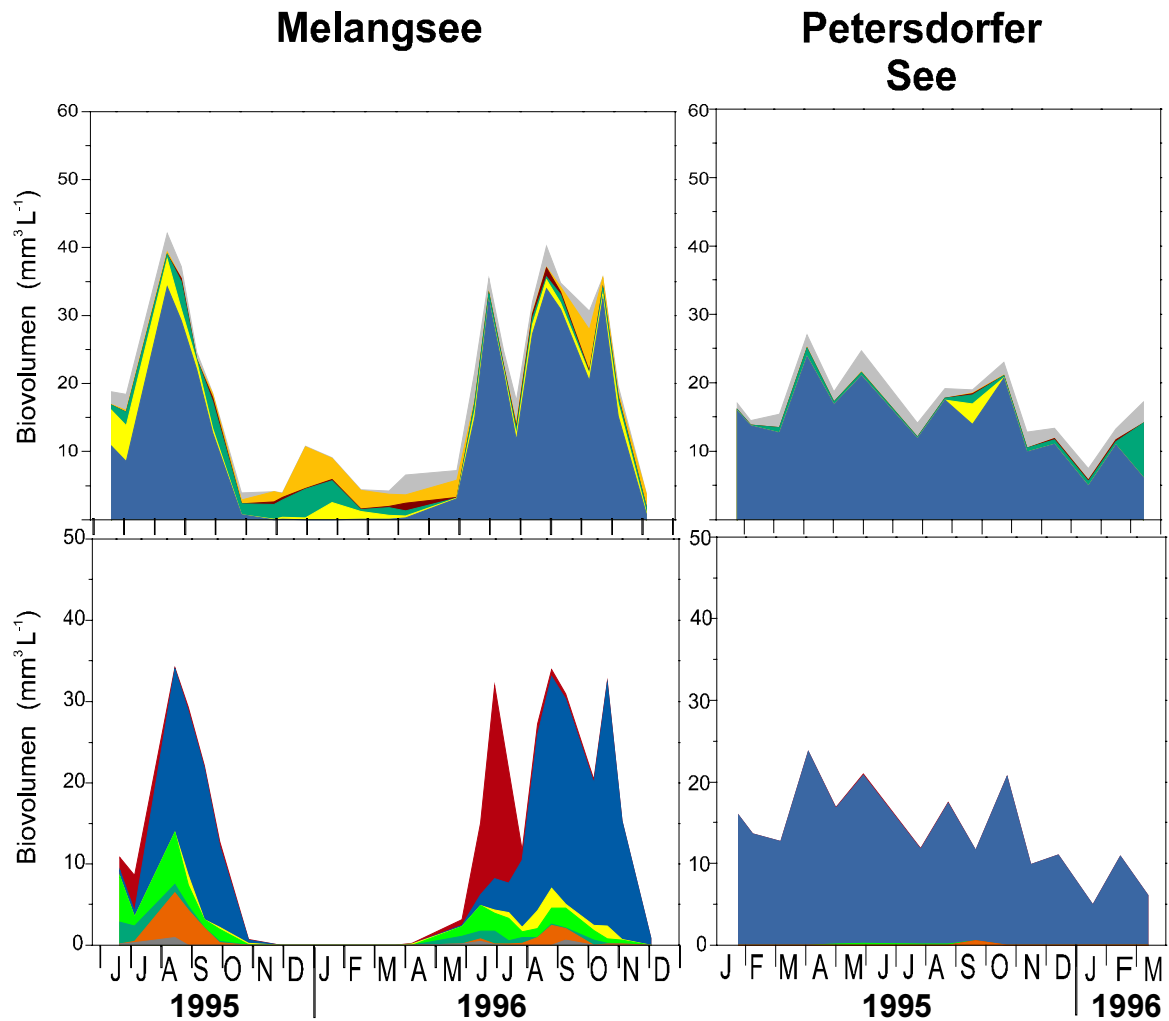


Abbildung 5 : Zusammensetzung und Verlauf des Phytoplanktonbiovolumens (oben) und des Cyanobakterien-bioolumens (unten) für den Langer See (diese Seite), den Melangsee und den Petersdorfer See (gegenüberliegende Seite). Die Biovolumina sind kummulativ abgebildet.

monate in erster Linie aus Diatomeen (hauptsächlich *Fragillaria* spec. und *Aulacoseira* spp.), Cryptophyceen (hauptsächlich *Cryptomonas* spp. und *Rhodomonas minuta*) und Dinophyceen (hauptsächlich *Ceratium hirundinella*) zusammen. Mit Beginn des Winters wurde im Melangsee und im Langer See ein Zusammenbruch des gesamten Phytoplanktonbiovolumens beobachtet. Während des Winters bei Eisbedeckung erfolgte ein Wechsel in der Dominanz von Cyanobakterien zu eukaryotischen Phytoplanktern, die einen erneuten Biovolumenpeak aufbauen. Im Melangsee wurde ein drastischer Rückgang der Cyanobakterien Biovolumina bereits ab November verzeichnet und von Dezember bis März traten, von Einzelfunden abgesehen, keine nennenswerten Biovolumina von Cyanobakterien auf. Im Langer See hielt die Dominanz von Cyanobakterien bis Dezember an und auch während der Wintermonate wurden relevante Biovolumina von Cyanobakterien (fast ausschließlich *Limnothrix* spp.) ermittelt. Erstaunlich ist, daß im Petersdorfer See die Dominanz von *Limnothrix* spp. bis



Februar 1996 anhielt und erst im März ein höherer Anteil eukaryotischer Phytoplankter ermittelt wurde. Während der Wintermonate wurde eine unterschiedliche Zusammensetzung des eukaryotischen Phytoplanktons in den Untersuchungsgewässern beobachtet. Der Melangsee zeichnete sich in dieser Zeit durch einen hohen Anteil von Chrysophyceen (*Uroglena volvox*, *Synura* sp. und *Dinobryon* spp.) aus, die im Langen See fehlen. Im Langen See waren dagegen Diatomeen (hauptsächlich *Stephanodiscus* sp.) mit einem großen Anteil am Biovolumen vertreten, die im Melangsee einen deutlich kleineren Anteil am Biovolumen hatten. Beiden Gewässern gemeinsam ist dagegen ein relevanter Anteil von Cryptophyceen.

3.2.2 Welche Faktoren begünstigen die Entwicklung von Cyanobakterien im Vergleich zu eukaryotischen Phytoplanktern ?

3.2.2.1 Nährstoffkonzentrationen

Phosphor- und Stickstoff-Konzentrationen

Cyanobakteriendominanzen treten meist als Folgeerscheinung der Eutrophierung von Gewässern auf (z.B. Reynolds 1987). Ihre Dominanz steht demnach in engem Zusammenhang mit hohen Stickstoff- und Phosphor-Konzentrationen der Gewässer. Der Verlauf der Konzentrationen von TP (Gesamtphosphor) und DIP (gelöster anorganischer Phosphor) sowie TN (Gesamtstickstoff), Nitrat und Ammonium ist in Abbildung 6 vergleichend zum Verlauf der Biovolumina des eukaryotischen Phytoplanktons und der Cyanobakterien dargestellt. Die TP-Konzentrationen im Langen See liegen in einem Bereich von $100-300 \mu\text{g L}^{-1}$ und sind damit deutlich höher im Vergleich zu den TP-Konzentrationen im Melangsee und im Petersdorfer See, die in einem Bereich von $50-100 \mu\text{g L}^{-1}$ liegen. Im Melangsee und im Langen See zeigen die TP-Konzentrationen deutliche Sommer- und Wintermaxima. Der Anstieg der TP-Konzentrationen während der Sommermonate ist charakteristisch für polymiktische Flachseen, während in geschichteten dimiktischen Gewässern meist ein Rückgang der TP-Konzentrationen beobachtet wird (Scheffer 1998). Erstaunlich ist, daß der TP-Peak im Langen See im Winter deutlich höher ist im Vergleich zu denen im Sommer. Im Petersdorfer See fehlt dagegen ein ausgesprochener TP-Peak während der Sommermonate, während die Wintermaxima hier auch beobachtet wurden. Die höchsten TN-Konzentrationen wurden im Petersdorfer See mit $3000-5000 \mu\text{g L}^{-1}$ ermittelt. Nur während der Sommermonate fällt die TN-Konzentration hier auf Werte bis $1000 \mu\text{g L}^{-1}$. Im Langen See und im Melangsee liegen die TN-Konzentrationen mit $500-3500$ und $500-1800 \mu\text{g L}^{-1}$ deutlich niedriger. In allen Gewässern zeigt der Verlauf der TN-Konzentrationen einen abnehmenden Trend über den Beobachtungszeitraum. Im Vergleich zu den TP-Konzentrationen kann für die TN-Konzentrationen kein Zusammenhang mit dem Biovolumen der Phytoplankter festgestellt werden.

Für die Phytoplanktodynamik relevant sind die Konzentrationen der gelösten anorganischen Phosphor- und Stickstofffraktionen. Die Ammonium-Konzentrationen zeigen in allen drei Gewässern eine ausgeprägte saisonale Rhythmik. Sie liegen während der Sommermonate mit maximal $150 \mu\text{g L}^{-1}$ auf einem vergleichsweise niedrigen Niveau zu den Werten während der Wintermonate, die im Melangsee und im Langen See bis in einen Bereich von $500-1000 \mu\text{g L}^{-1}$ ansteigen und im Petersdorfer See bis auf $2000 \mu\text{g L}^{-1}$. Die gleiche saisonale Rhythmik wurde im Langen See für den Verlauf der DIP-Konzentrationen beobachtet, die während der Sommermonate Werte unter $10 \mu\text{g L}^{-1}$ betragen und im Winter bis auf $70 \mu\text{g L}^{-1}$ ansteigen sowie die Nitrat-Konzentrationen, die während der Sommermonate im Bereich der Nachweisgrenze liegen und im Winter bis auf $450 \mu\text{g L}^{-1}$ ansteigen. Im Melangsee und im Petersdorfer See wurden während der Sommermonate die gleichen Beobachtungen für die DIP- und

Nitrat-Konzentrationen gemacht. Allerdings steigen diese hier während der Wintermonate nur geringfügig an.

Die höchsten Biovolumina eukaryotischer Phytoplankter wurden während der Wintermonate im Längen See beobachtet, nachdem die Konzentrationen von DIP, Nitrat und Ammonium ihr Maximum erreichten. Mit der Biovolumenzunahme der eukaryotischen Phytoplankter geht eine rasche Abnahme dieser Nährstoffe einher, in deren Folge wiederum das Biovolumen der eukaryotischen Phytoplankter zusammenbricht. Parallel zu der rückläufigen Entwicklung der eukaryotischen Phytoplankter entwickelt sich hier eine Population von Cyanobakterien (*Limnithrix* spp.), die allerdings Biovolumina von $5 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ nicht überschreitet, im Vergleich zu den eukaryotischen Phytoplanktern subdominant bleibt und schließlich zusammen mit diesen Anfang Mai 1996 zusammenbricht. Deutlich geringer sind die Biovolumina der eukaryotischen Phytoplankter im Melangsee und im Petersdorfer See während der Wintermonate. Wobei für letzteren der Beobachtungszeitraum nur bis März 1996 reicht und nicht auszuschließen ist, daß danach noch eine relevante Entwicklung der eukaryotischen Phytoplankter stattfand. In beiden Gewässern wurden im Vergleich zum Längen See deutlich niedrigere DIP- und Nitrat-Konzentrationen während der Wintermonate beobachtet. Eine Limitation der eukaryotischen Phytoplankter durch diese Nährstoffe erscheint daher möglich. Dabei wirken sich wahrscheinlich in erster Linie die DIP-Konzentrationen limitierend aus, während die Nitrat-Konzentrationen zweitrangig zu sein scheinen in Anbetracht der Tatsache, daß als N-Quelle ausreichend Ammonium vorhanden war. Auch die unterschiedliche Phytoplanktonzusammensetzung im Melangsee und im Längen See könnte auf die unterschiedliche Konzentration der gelösten anorganischen Nährstoffe zurückzuführen sein. Während im Längen See Diatomeen hohe Biovolumina entwickelten, traten diese im Melangsee nur mit geringeren Biovolumina und subdominant auf. Umgekehrt bildeten im Melangsee Chrysophyceen hohe Biovolumina aus, während im Längen See nur Einzelfunde von Chrysophyceen gemacht wurden. Demnach scheint die Entwicklung der hier auftretenden Chrysophyceen durch die geringen DIP- und Nitrat-Konzentrationen im Melangsee gegenüber Diatomeen begünstigt zu sein, während umgekehrt hohe DIP- und Nitrat-Konzentrationen die Entwicklung von Diatomeen im Längen See zu begünstigen scheinen.

Zu Beginn der Cyanobakterienentwicklung im Frühjahr waren die Nitrat-Konzentrationen wieder auf ein sehr niedriges Niveau im Bereich der Nachweisgrenze abgefallen. Gleichzeitig wurden zu diesem Zeitpunkt die geringsten DIP-Konzentrationen mit Werten $< 5 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ ermittelt. Auch die Ammonium-Konzentrationen waren bis zu diesem Zeitpunkt auf ein im Vergleich zum Winter niedriges Niveau abgefallen, sie lagen jedoch mit Werten über $100 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ im Vergleich zu den Nitrat- und DIP-Konzentrationen deutlich höher. Parallel zur Dominanz der Cyanobakterien blieben die Nitrat-Konzentrationen auf diesem niedrigen Niveau. Die DIP-Konzentrationen stiegen geringfügig an, überschritten aber einen Wert von $10 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ nur einmal im Längen See. Die Ammonium-Konzentrationen nahmen im Melangsee in

Langer See

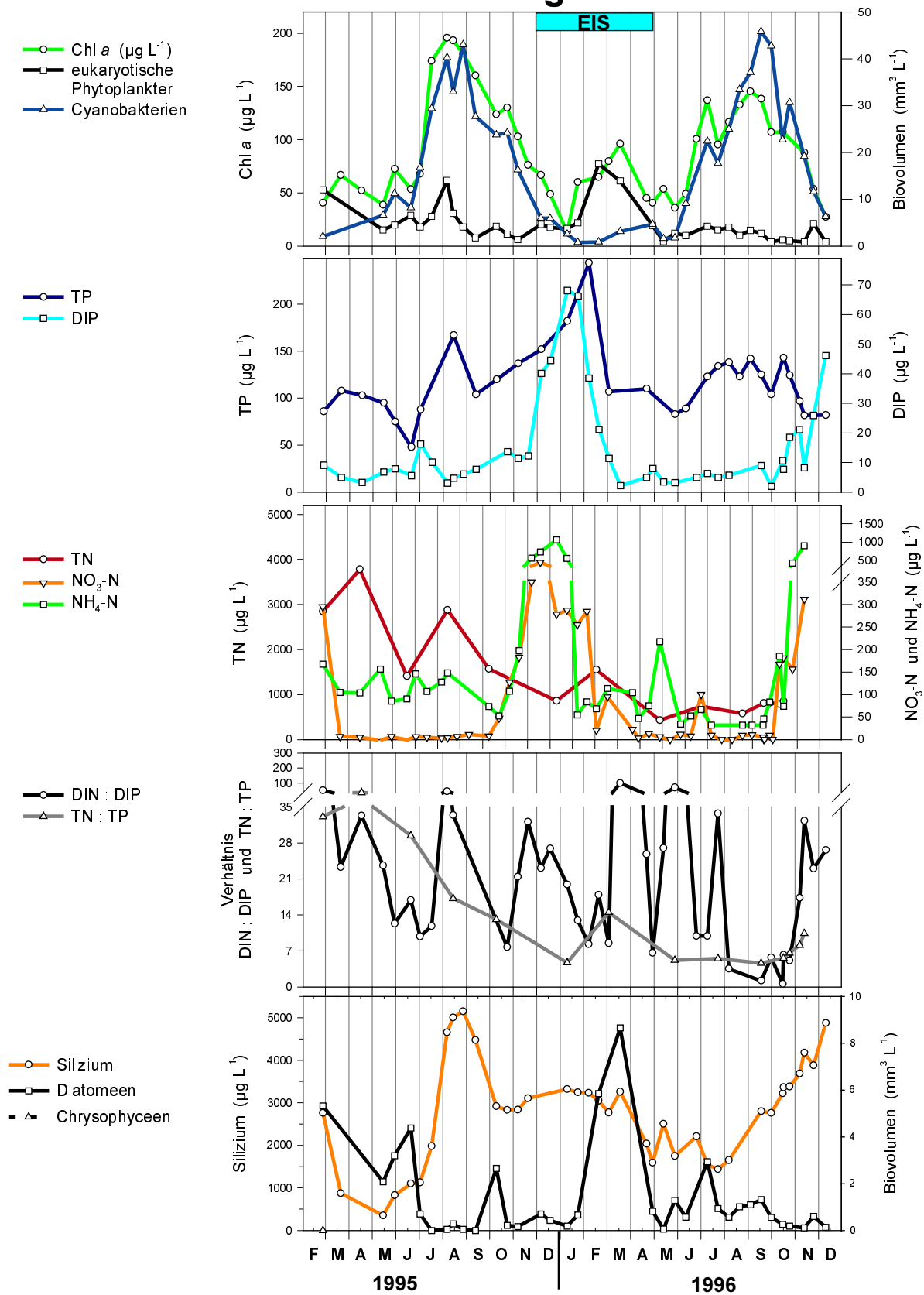
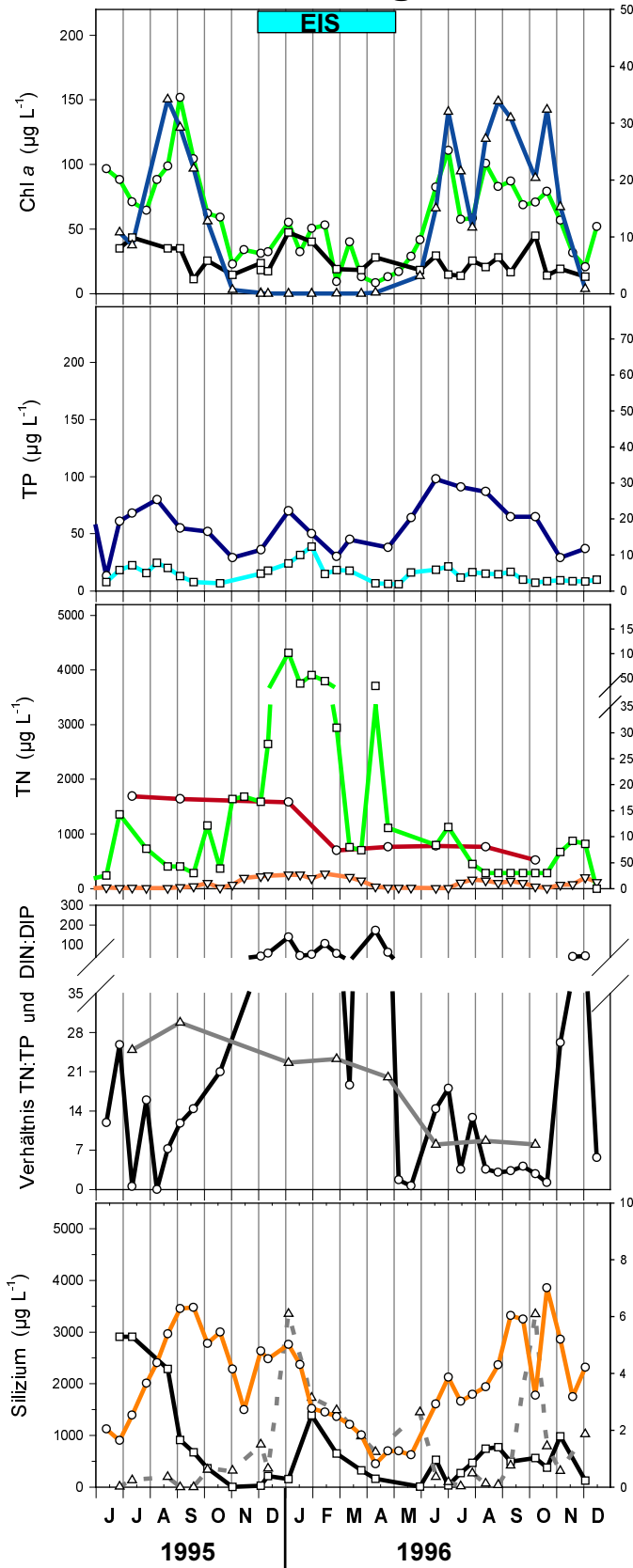
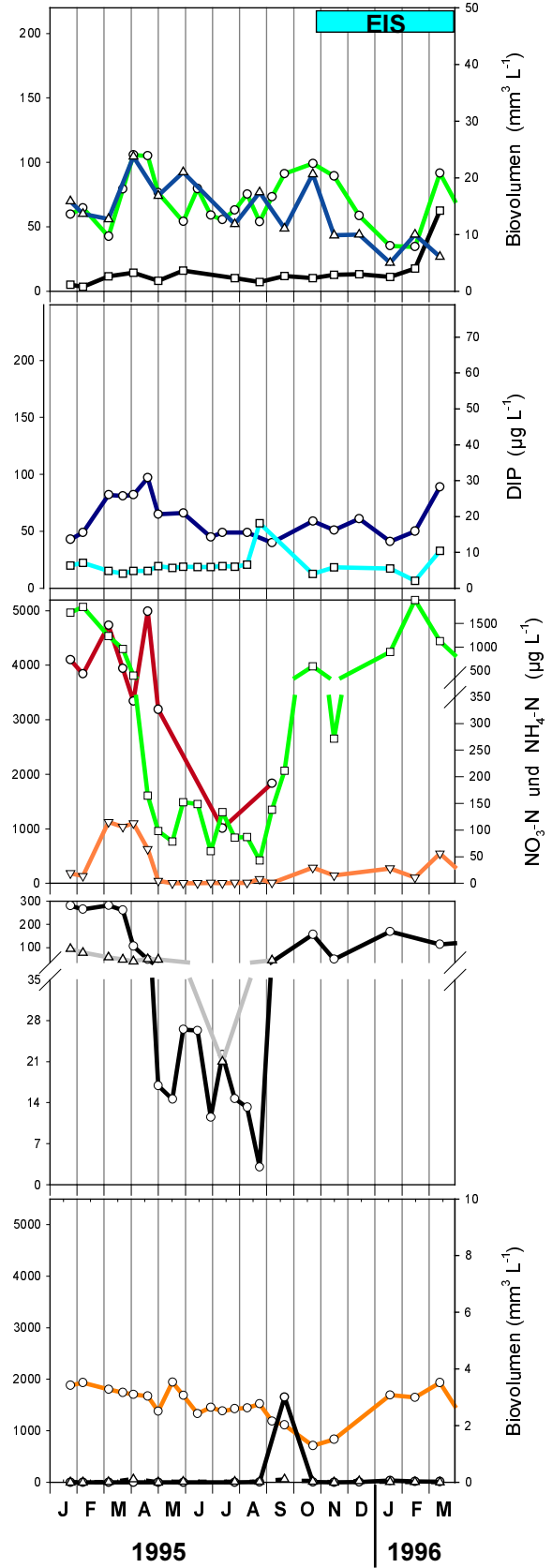


Abbildung 6 : Jahresverläufe des Biovolumens der Cyanobakterien und der eukaryotischen Phytoplankter, der Chlorophyll *a*-Konzentrationen, der Nährstoff-Konzentrationen (TP = Gesamtphosphor, DIP = gelöster anorganischer Phosphor, TN = Gesamtstickstoff) der Verhältnisse von TN:TP und DIN:DIP (Gewichtsrelation) sowie der Silizium-Konzentrationen vergleichend zum Biovolumen der Diatomeen und der Chrysophyceen, dargestellt für den Langer See (diese Seite), den Melangsee und den Peterdorfer See (gegenüberliegende Seite).

Melangsee



Petersdorfer See



beiden Untersuchungsjahren und im Langen See 1996 während der Cyanobakteriendominanz weiter ab bis in den Bereich der Nachweisgrenze.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in allen 3 Untersuchungsgewässern ein enger Zusammenhang besteht zwischen der Dominanz von Cyanobakterien und hohen TP- und TN-Konzentrationen sowie niedrigen Konzentrationen der gelösten anorganischen Phosphor- und Stickstofffraktionen. Der Befund, daß die Dominanz von Cyanobakterien bei sehr geringen Konzentrationen von gelösten anorganischen Nährstoffen auftritt, steht in Einklang mit Ergebnissen aus Untersuchungen an anderen polymiktischen Flachseen (z.B. Schreurs 1992). Die niedrigen Nitrat-Konzentrationen, die jeweils über den gesamten Zeitraum der Cyanobakteriendominanzen anhielten, bestätigen die Hypothese von Blomqvist *et al.* (1994), wonach für den Erfolg von Cyanobakterien gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern Nitrat-Konzentrationen $< 20 \mu\text{g L}^{-1}$ entscheidend sind. Die Ausbildung von Cyanobakteriendominanzen bei niedrigen gelösten anorganischen Nährstoffkonzentrationen erweckt zunächst den Eindruck, daß Cyanobakterien im Vergleich zu eukaryotischen Phytoplanktern diese geringeren Konzentrationen besser nutzen können. Dies würde jedoch gleichzeitig die Frage aufwerfen, warum Cyanobakterien dann nicht in oligotrophen Gewässern zur Dominanz gelangen. In der Tat zeigen Vergleiche zwischen den Halbsättigungskonstanten und Affinitäten für gelösten anorganischen Stickstoff und Phosphorverbindungen von Cyanobakterien und eukaryotischen Phytoplanktern, daß diese allein den Erfolg von Cyanobakterien nicht erklären (Schreurs 1992). Berücksichtigt man jedoch, daß in polymiktischen Flachseen ein bedeutender Anteil der Nährstoffeinträge in Form von kurzfristigen Nährstoffpulsen bei Durchmischung mit Sedimentresuspension gegeben ist (Carper & Bachmann 1984, De Groot 1981, Kristensen *et al.* 1992), dann könnte die hohe Speicherkapazität der Cyanobakterien für Nährstoffe einen Konkurrenzvorteil darstellen (hierauf wird in Kapitel 3.3 detaillierter eingegangen).

Stickstoff zu Phosphor Verhältnisse

Auf der Grundlage der von Redfield (1958) für Algenbiomasse bei optimalen Licht- und Nährstoffbedingungen bestimmten Gewichtsrelation der Nährelemente C:N:P von 42:7:1 (als molare Relation, 106:16:1), basiert die Annahme, daß die Phytoplanktonentwicklung bei Verhältnissen von N:P < 7 stickstofflimitiert ist (OECD 1982). Die Dominanz von Cyanobakterien wurde häufig bei niedrigen N:P-Verhältnissen beobachtet (z.B. Smith 1983). Daraus wird generell abgeleitet, daß N:P-Verhältnisse < 7 für die Ausbildung von Cyanobakteriendominanzen bedeutend sind.

Um zu überprüfen, inwieweit das N:P-Verhältnis in den hier untersuchten Gewässern für die Entwicklung der Cyanobakterien relevant ist, wurden der Verlauf der Verhältnisse von TN:TP sowie von DIN:DIP dem Verlauf der Biovolumina der Cyanobakterien und des eukaryotischen Phytoplanktons gegenübergestellt (Abb. 6). Im Petersdorfer See unterschritt das TN:TP

Verhältnis über den Beobachtungszeitraum den Schwellenwert von 7 nie. Im Melangsee und im Längen See zeigten die TN:TP-Verhältnisse einen abnehmenden Trend, der auf die Abnahme der TN-Konzentrationen (Abb. 6) zurückzuführen ist. In beiden Gewässern wurde der Schwellenwert von 7 im Untersuchungsjahr 1995 nicht unterschritten. 1996 fielen die TN:TP-Verhältnisse im Melangsee in den Bereich des Schwellenwertes und im Längen See unterschritten sie diesen geringfügig. Die DIN:DIP-Verhältnisse lagen im Petersdorfer See und Melangsee während der Wintermonate meist über 100 und fielen während der Sommermonate steil ab. Dabei wurde ein Unterschreiten des Schwellenwertes von 7 im Petersdorfer See nur ein einziges mal beobachtet. Im Melangsee dagegen bleibt das DIN:DIP-Verhältnis über einen längeren Zeitraum unter 7. Im Längen See schwankte das DIN:DIP-Verhältnis meist im Bereich von 7-100 und unterschritt nur im Sommer 1996 den Wert von 7. Es war im Vergleich zu denen des Melangsees und des Petersdorfer Sees niedriger und zeigte keinen ausgeprägten jahreszeitlichen Zyklus. Im Melangsee fiel die Dominanz der Cyanobakterien mit den niedrigen DIN:DIP-Verhältnissen zusammen. Besonders der Beginn der Entwicklung der Cyanobakterien 1996 war hier mit sehr niedrigen DIN:DIP-Verhältnissen verbunden. Im Längen See wurde 1996 während der Dominanz der Cyanobakterien der kritische Wert des DIN:DIP-Verhältnisses von 7 unterschritten. Allerdings waren hier die DIN:DIP-Verhältnisse zu Beginn der Cyanobakterien Entwicklung hoch und lagen 1995 über den gesamten Zeitraum der Cyanobakteriendominanz sehr hoch. In beiden Gewässern war die Dominanz der Cyanobakterien 1996 mit TN:TP-Verhältnissen im Bereich des kritischen Wertes von 7 bzw. kleineren Werte verbunden. Dagegen wurden 1995 in beiden Gewässern Dominanzen der gleichen Cyanobakterien bei weitaus höheren TN:TP-Verhältnissen beobachtet. Im Petersdorfer See wird schließlich weder ein Zusammenhang zwischen dem Verlauf der TN:TP- noch der DIN:DIP-Verhältnisse und dem Verlauf der Cyanobakterien Biovolumina ersichtlich. Die Dominanz der Cyanobakterien hielt hier bei sehr hohen TN:TP-Verhältnissen annähernd ganzjährig an und mit dem Abfallen der DIN:DIP-Verhältnisse während der Sommermonate wurden keine Veränderungen in der Phytoplanktonzusammensetzung beobachtet.

Die hier gefundenen Zusammenhänge zwischen dem Auftreten von Cyanobakteriendominanzen und niedrigen TN:TP-Verhältnissen im Melangsee und im Längen See 1996 sowie den niedrigen DIN:DIP-Verhältnissen im Melangsee 1995 und 1996 und im Längen See 1996 lassen sich in das häufig beobachtete Muster, nach dem Cyanobakteriendominanzen mit niedrigen N:P-Verhältnissen verbunden sind (z.B. Smith 1983, Teubner 1996), einordnen. Dabei sind die Zusammenhänge mit den Verhältnissen der gelösten anorganischen Fraktionen DIN:DIP ausgeprägter im Vergleich zu den TN:TP-Verhältnissen, eine Beobachtung die auch von Röncke (1995) gemacht wurde. Hinsichtlich der Bedeutung der N:P-Verhältnisse für den Wechsel in der Dominanz von Cyanobakterien zu eukaryotischen Phytoplanktern bzw. der Entwicklung von Cyanobakterien, können hier jedoch keine Hinweise gefunden werden. Dies wird besonders anhand eines Vergleichs zwischen dem Melangsee und dem Petersdorfer See deutlich. In beiden Gewässern dominieren *Limnithrix* spp. innerhalb der Cyanobakterien. Ihre Entwicklung und Dominanz wurde sowohl bei niedrigen N:P-Verhältnissen ($N:P < 7$,

Melangsee) als auch bei sehr hohen N:P-Verhältnissen ($N:P > 100$, Petersdorfer See) beobachtet. Auch die Ergebnisse aus dem Langen See geben Grund zu der Annahme, daß die N:P-Verhältnisse keinen relevanten Steuerfaktor darstellen. Die Phytoplanktodynamik und –zusammensetzung ist im Langen See in den beiden Untersuchungsjahren nahezu identisch, niedrige N:P-Verhältnisse wurden jedoch nur 1996 beobachtet. Das Muster im gemeinsamen Auftreten von niedrigen N:P-Verhältnissen und der Dominanz von Cyanobakterien scheint hier unter Bedingungen von *P. agardhii* bzw. *Limnothrix* spp. Dominanzen eher eine mögliche aber nicht obligatorische Begleiterscheinung zu sein. Für die Steuerung der Dynamik der Cyanobakterien scheint hier dagegen vielmehr die Verfügbarkeit der einzelnen gelösten anorganischen Nährstoffe eine Rolle zu spielen.

Silizium-Konzentrationen

Silizium nimmt innerhalb der Nährstoffe des Phytoplanktons eine Sonderstellung ein, da es nur von wenigen Phytoplanktern benötigt wird. Geringe Mengen von Silizium werden von einigen Chrysophyceen benötigt, einen großen Bedarf an Silizium haben Diatomeen (Sommer 1994). Silizium-Konzentrationen kleiner $500 \mu\text{g L}^{-1}$ wirken sich meist schon limitierend auf das Wachstum von Diatomeen aus und begünstigen dadurch indirekt die Entwicklung von Phytoplanktern, die kein Silizium benötigen (Wetzel 1983).

Der Verlauf der Silizium-Konzentrationen in den 3 Untersuchungsgewässern ist vergleichend zum Biovolumen der Diatomeen und für den Melangsee auch zum Biovolumen der Chrysophyceen in Abbildung 6 dargestellt, um mögliche Limitationszustände aufzudecken. Im Langen See und im Melangsee stiegen die Silizium-Konzentrationen in beiden Jahren ab Mai/Juni kontinuierlich an und erreichten bis zum Herbst maximale Werte von $4\text{-}5 \text{ mg L}^{-1}$ im Langen See und $3\text{-}4 \text{ mg L}^{-1}$ im Melangsee. Parallel hierzu war eine Abnahme im Biovolumen der Diatomeen, im Melangsee auch der Chrysophyceen, zu verzeichnen, das während der Sommermonate mit Werten unter $2 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ auf einem niedrigen Niveau blieb. Demnach wirkte sich die Silizium-Konzentration in dieser Phase nicht limitierend auf das Wachstum der Diatomeen und Chrysophyceen aus und die Dominanz der Cyanobakterien gegenüber diesen Phytoplanktern läßt sich nicht durch Siliziummangel erklären. Dagegen fiel die Silizium-Konzentration im Winter rapide ab mit dem Aufbau der Populationen von Diatomeen und Chrysophyceen. Nachdem Konzentrationen von ca. $1500 \mu\text{g L}^{-1}$ unterschritten wurden, war bereits ein Rückgang der Biovolumina von Diatomeen und Chrysophyceen zu verzeichnen. In der Folge fiel die Silizium-Konzentration weiter ab und unterschritt kurzfristig auch den von Wetzel (1983) angegebenen Schwellenwert von $500 \mu\text{g L}^{-1}$, ab dem Limitationen möglich sind. Silizium scheint demnach während der Wintermonate für die Dynamik von Diatomeen und Chrysophyceen eine relevante Steuergröße zu sein, wobei sich Konzentrationen $< 1500 \mu\text{g L}^{-1}$ bereits limitierend auf deren Wachstum auswirken. Die niedrigen Silizium-Konzentrationen hielten bis zum Frühjahr an und fielen zusammen mit dem Dominanzwech-

sel zu Cyanobakterien. Zu diesem Zeitpunkt könnte der Erfolg der Cyanobakterien gegenüber Diatomeen und Chrysophyceen auf den Siliziummangel zurückgeführt werden. Zusammenfassend wäre für den gesamten Jahreszyklus der Phytoplanktodynamik folgendes Szenario denkbar: Im Frühjahr ist die Entwicklung von Diatomeen und Chrysophyceen durch Silizium limitiert, wodurch Cyanobakterien bessere Startbedingungen haben. Cyanobakterien entwickeln in der Folge sehr schnell hohe Biovolumina. Dadurch ist das Milieu im Gewässer so verändert (z.B. verminderte Lichtbedingungen), daß Diatomeen trotz erneuter hoher Silizium-Konzentrationen gegenüber Cyanobakterien weiterhin unterlegen sind. Beobachtungen, die in Einklang mit diesem Szenario stehen, wurden beispielsweise auch von Köhler & Nixdorf (1994) gemacht.

3.2.2.2 Lichtbedingungen

Charakterisierung der Lichtbedingungen im Jahresverlauf :

Die Lichtbedingungen im Gewässer sind zum einen von der Sonneneinstrahlung abhängig und zum anderen von der Lichtattenuation im Gewässer. Unter Lichtattenuation ist die Abnahme der Lichtintensität mit der Tiefe zu verstehen, die durch Absorption und Streuung durch den Wasserkörper selbst, Gelbstoffe, Phytoplankton und Tripton verursacht wird (Kirk, 1994a). Je größer die Lichtattenuation ist, desto weniger Licht kann in die Tiefe des Gewässers eindringen. Für die Produktivität und die Entwicklung des autotrophen Phytoplanktons in einem Gewässer ist als relatives Maß die Ausdehnung der euphotischen Zone von Bedeutung und als absolutes Maß die mittlere Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung (I^*) in der durchmischten Zone, für die bei den hier untersuchten polymiktischen Flachseen die mittlere Gewässertiefe angenommen wird. Für die Charakterisierung der Lichtbedingungen sind daher verschiedene Kenngrößen von Bedeutung: Die Globalstrahlung, der Attenuationskoeffizient oder die Sichttiefe als grobes Maß zur Abschätzung der Gewässertrübung, die euphotische Zone und die mittlere Lichtintensität (I^*) in der Wassersäule. Diese Kenngrößen sind vergleichend zum Verlauf der Biovolumina des eukaryotischen Phytoplanktons und der Cyanobakterien sowie der Chlorophyll *a*-Konzentration in Abbildung 7 dargestellt.

Die Sichttiefe (Secchitiefe) lag in allen drei Gewässern mit Werten zwischen 0,3 – 2,0 m in einem sehr niedrigen Bereich, der für eutrophe Gewässer typisch ist. Im Melangsee und im Langen See wies die Sichttiefe einen ausgeprägten Jahreszyklus auf, wobei sie im Langen See mit Werten von minimal 0,3 m im Sommer und maximal 1,7 m im Winter vergleichsweise niedriger war als im Melangsee mit minimal 0,4 m und maximal 2,0 m. Weniger ausgeprägt waren die Veränderungen der Sichttiefe im Petersdorfer See, dort betrug sie annähernd ganzjährig 0,5 m und stieg nur kurze Zeit im Winter auf Werte von 0,7-1,0 m. Der Gesamtattenuationskoeffizient (K_d), der aus den vertikalen Messungen zur Lichtintensität

Langer See

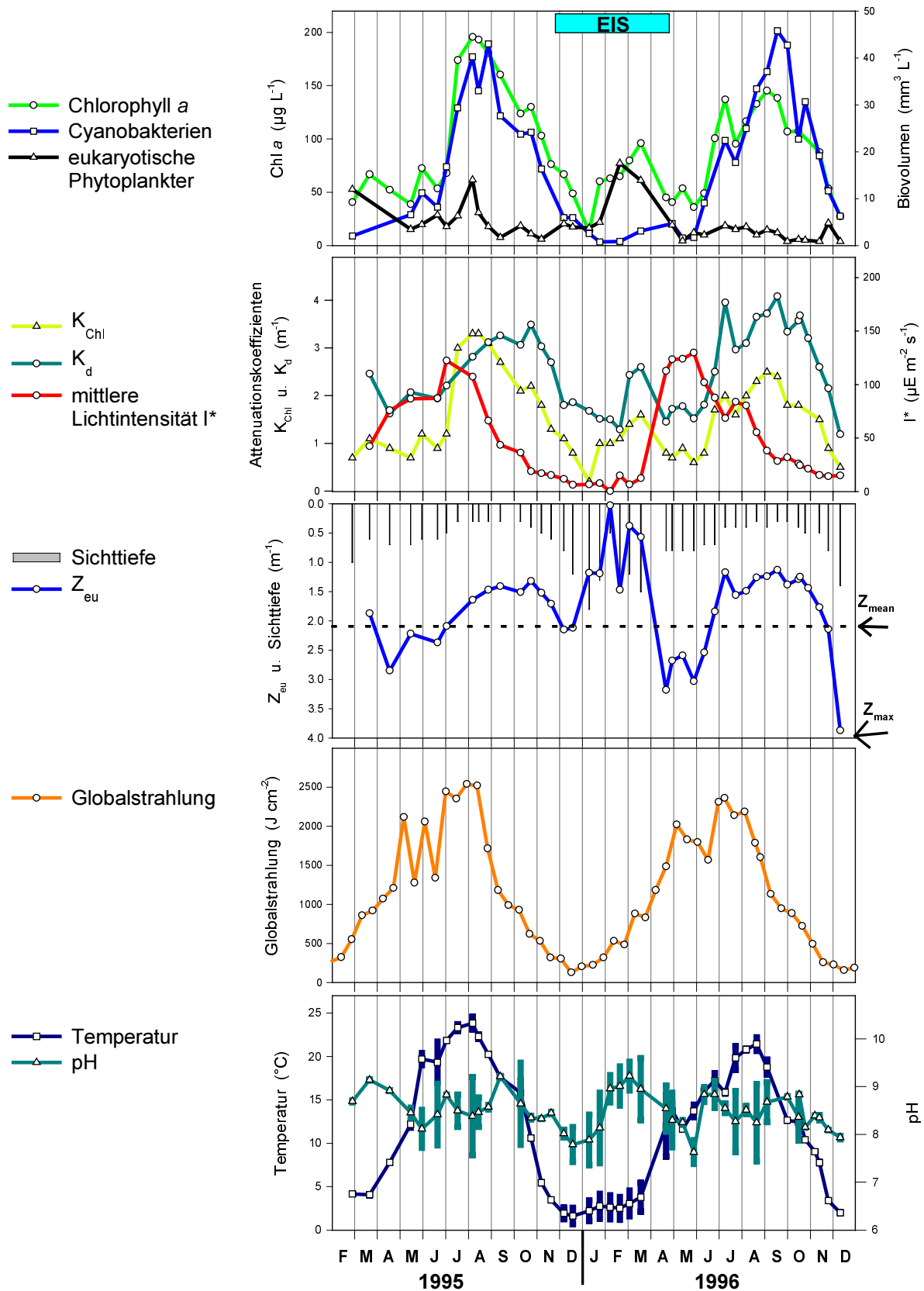
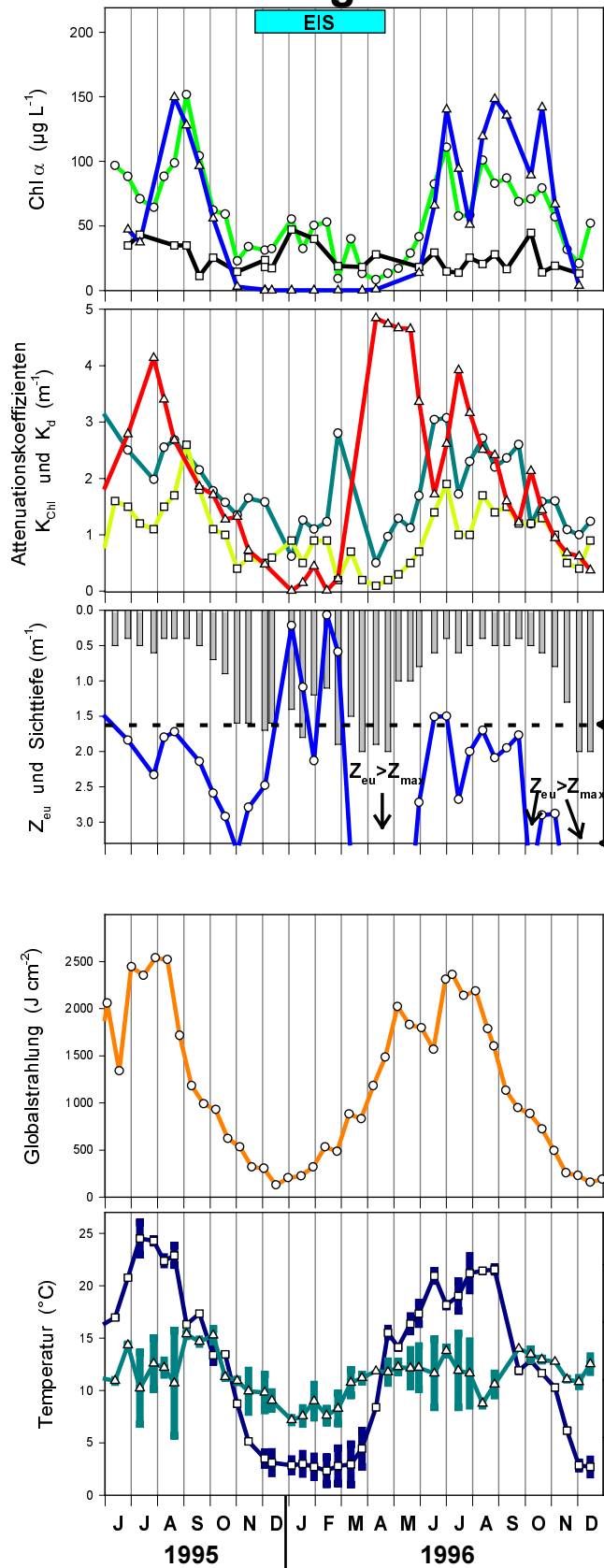
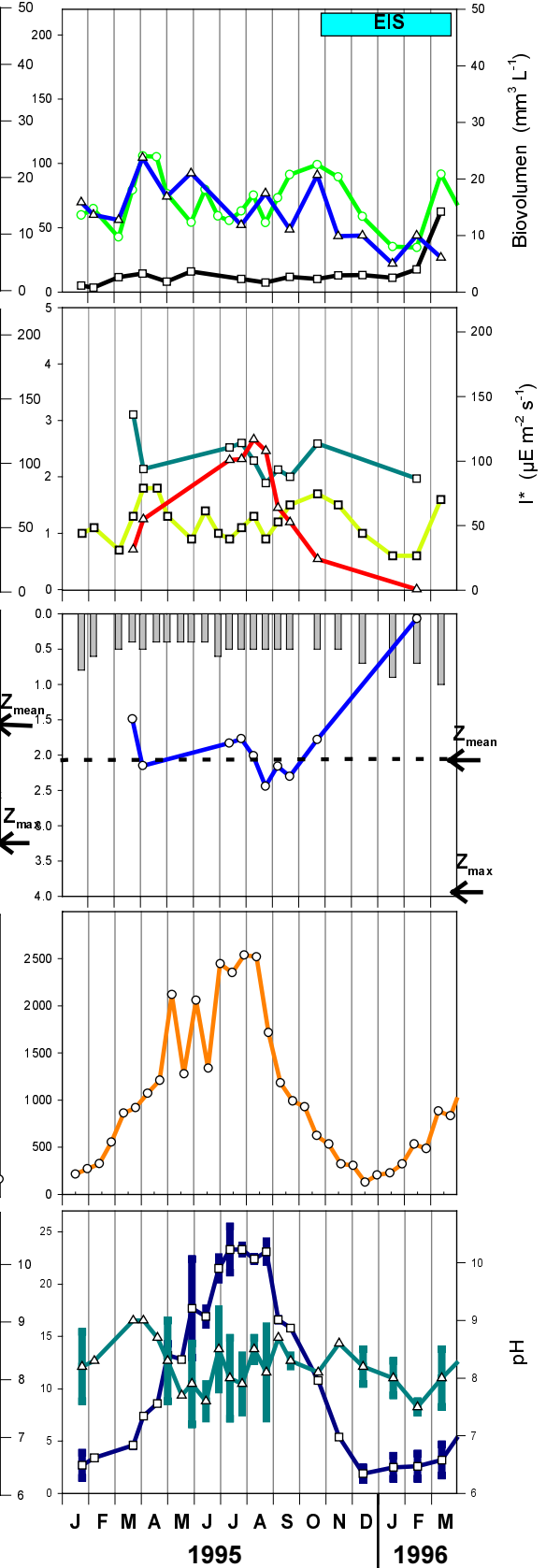


Abbildung 7 : Jahresverläufe des Biovolumens der Cyanobakterien und der eukaryotischen Phytoplankter, der Chlorophyll *a*-Konzentrationen, der Lichtbedingungen (mittlere Lichtintensität I^* für die mittlere Gewässertiefe (Z_{mean}), Gesamtattenuationskoeffizienten (K_d), berechnete Chlorophyll *a*-Attenuationskoeffizienten (K_{chl}), Tiefe der euphotischen Zone (Z_{eu}), Sichttiefe (Secchitiefe) und Globalstrahlung) sowie der Temperatur und der pH-Werte (präsentiert als Balken zwischen den Minimal- und Maximalwerten der gemessenen Vertikalprofile), dargestellt für den Langer See (diese Seite), den Melangensee und den Peterdorfer See (gegenüberliegende Seite).

Melangsee



Petersdorfer See



berechnet wurde, zeigte den gleichen saisonalen Verlauf wie die Sichttiefe, stellt gegenüber dieser aber ein exakteres Maß dar. Er lag im Langen See mit Werten von maximal 4 m^{-1} im Sommer und minimal $1,5 \text{ m}^{-1}$ im Winter vergleichsweise höher als im Melangsee mit maximal 3 m^{-1} und minimal $0,5 \text{ m}^{-1}$. Im Petersdorfer See lagen die Werte für K_d zwischen $2\text{-}3 \text{ m}^{-1}$ und zeigten keine Saisonalität auf, allerdings lag hier auch nur eine begrenzte Anzahl von Meßwerten vor. Während der Wintermonate fand zeitweise eine zusätzliche Verminderung der Lichtintensität in den Gewässern durch die Lichtattenuation von Eis und Schnee statt. Die Eisschicht war in Winter 1995/96 nur zweimal für wenige Tage mit einer Schneedecke von $2\text{-}5 \text{ cm}$ bedeckt. Während dieser Zeit gelangten nur $1\text{-}3\%$ der Globalstrahlung in das Gewässer. Den überwiegenden Teil des Winters waren die Gewässer nur durch eine Eisschicht bedeckt. Die Attenuationskoeffizienten, die für Eisschichten mit einer Stärke von $10\text{-}55 \text{ cm}$ ermittelt wurden, lagen in einem Bereich von $0,016\text{-}0,192 \text{ cm}^{-1}$ ($1,6\text{-}19,2 \text{ m}^{-1}$) und betrugen im Mittel $0,055 \text{ cm}^{-1}$ ($\pm 0,053 \text{ cm}^{-1}$). Die niedrigsten Attenuationskoeffizienten wurden für Klareis ermittelt. Die Attenuationskoeffizienten für die Eisschicht waren erhöht, wenn Luftbläschen in dieser eingeschlossen waren oder die Eisschicht mit einer rauhen Karstschicht überzogen war. Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit Befunde von Bolsenga *et al.* (1991 und 1996), die für Klareis Attenuationskoeffizienten zwischen $0,006$ und $0,014 \text{ cm}^{-1}$ ermittelten. Relativ ausgedrückt lag der Anteil der Globalstrahlung, der in den 3 hier untersuchten Gewässern durch diese Eisschichten in die Gewässer gelangte, zwischen 20 und 85% . Durch Klareis wird die Lichtintensität im Gewässer demnach nur gering vermindert, erst Einschlüsse im Eis erhöhen dessen Lichtattenuation und völlige Dunkelheit im Gewässer tritt nur bei zusätzlicher Schneebedeckung ein.

Die euphotische Zone (Z_{eu}), die hier aus K_d abgeleitet wurde, reichte im Melangsee, mit Ausnahme von 4 Untersuchungsterminen während der Eisbedeckung, immer bis zur mittleren Gewässertiefe von $1,6 \text{ m}$. Darüber hinaus dehnt sie sich dort im Herbst und im Frühjahr bis zur maximalen Gewässertiefe von $3,3 \text{ m}$ aus. Im Langen See reichte sie nur im Herbst und im Frühjahr bis zur mittleren Gewässertiefe von $2,1 \text{ m}$ und etwas darüber, während sie sich im Sommer nur bis in Tiefen von $1,0$ bis $1,5 \text{ m}$ erstreckte. Im Petersdorfer See reichte Z_{eu} im Sommer wie im Melangsee bis in eine Tiefe von $1,8$ bis $2,3 \text{ m}$ und lag damit im Bereich der mittleren Gewässertiefe. Sowohl im Langen See als auch im Petersdorfer See reichte Z_{eu} nie bis zur maximalen Gewässertiefe. Während der Eisbedeckung im Winter 1995/96 wurde Z_{eu} zusätzlich durch die Lichtattenuation von Eis und Schnee reduziert. Während der kurzen Phasen mit Schneebedeckung war die gesamte Wassersäule der Gewässer aphotisch. Bei Klareis dehnte sich Z_{eu} dagegen bis zur mittleren Tiefe der Gewässer aus.

Da das Phytoplankton die Lichtattenuation mitverursacht, bestand ein enger Zusammenhang zwischen der Sichttiefe, dem Attenuationskoeffizienten (K_d) sowie der daraus abgeleiteten euphotischen Zone mit dem Biovolumen des Phytoplanktons bzw. der Chlorophyll a -Konzentration. Mit zunehmender Chlorophyll a -Konzentration nahm ebenfalls der Attenuationskoeffizient zu, während die Sichttiefe und die euphotische Zone abnahmen. Der Anteil des

Chlorophyll *a* an der Gesamtattenuation wurde unter der Annahme einer chlorophyllspezifischen Attenuation (K_{chl}) von $0,017 \text{ m}^{-1} / \mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$ (Herleitung siehe Kap. 3.3.4) berechnet und vergleichend zur Gesamtattenuation dargestellt (Abb. 7). Daraus wird deutlich, daß ein großer Teil der Lichtattenuation hier auf das Chlorophyll *a* und damit auf das Phytoplankton zurückgeführt werden kann. Der relative Anteil von K_{chl} an K_d betrug im Langen See durchschnittlich 58%, im Melangsee 57% und im Petersdorfer See 54%.

Der Zusammenhang zwischen der Lichtattenuation und der Chlorophyll *a*-Konzentration ist generell bekannt. Unterschiedliche Beobachtungen wurden jedoch für den relativen Anteil von K_{chl} an K_d gemacht. Besonders in tiefen dimiktischen Gewässern ist der Anteil des Chlorophyll *a* an der Gesamtattenuation sehr hoch. Tilzer (1983) beispielsweise konnte ca. 80% der jahreszeitlichen Schwankungen der Lichtattenuation im Bodensee durch Veränderungen der Algenbiomasse erklären. Dagegen kann in Flachseen der Beitrag des Phytoplanktons zur Gesamtattenuation deutlich niedriger sein, während der Beitrag des Detritus an Bedeutung zunimmt. Nach einer Untersuchung an 6 dänischen Flachseen betrug der Anteil des Phytoplanktons an der Gesamtlichtattenuation durchschnittlich 64% und der des Detritus 11% (Christofor *et al.* 1994) und in verschiedenen niederländischen Gewässern konnten lediglich 30-48% auf das Phytoplankton zurückgeführt werden, während durchschnittlich 35 % auf Detritus zurückgeführt werden konnten (Van Dijk & Achterberg 1992, Blom *et al.* 1994). Wie hoch der Anteil des Detritus an der Gesamtattenuation in Flachseen ausfällt, ist letztlich abhängig von der Häufigkeit und Dauer von Sedimentresuspension und der Sedimentzusammensetzung in den einzelnen Gewässern (Phlips *et al.* 1995). Der hier ermittelte Anteil von K_{chl} an K_d , der für alle drei Gewässer durchschnittlich 56% betrug, lag somit im oberen Bereich der Beobachtungen, die für Flachseen bekannt sind.

Einerseits werden die Lichtbedingungen im Gewässer durch das Phytoplankton zu einem relevanten Anteil bestimmt, was bisher demonstriert wurde, andererseits nehmen die Lichtbedingungen Einfluß auf die Dynamik des Phytoplanktons. Für die Beurteilung der Phytoplanktodynamik im Zusammenhang mit den Lichtbedingungen stellt die mittlere Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung, bei der sowohl die Lichtattenuation als auch die Globalstrahlung berücksichtigt werden, die wichtigste Größe dar. Der Verlauf der mittleren Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung, I^* , zeigte eine ausgeprägte saisonale Rhythmik, die sich in allen 3 Gewässern glich. Im Frühjahr stieg I^* sprunghaft an und fiel in der Folge bis zum Winter ab. Der sprunghafte Anstieg im Frühjahr erfolgte direkt nach dem Abtauen der Eisschicht, zu einem Zeitpunkt, als die Globalstrahlung fast ihr Maximum erreicht hatte und gleichzeitig das Biovolumen des Phytoplanktons noch sehr gering war. Darauf folgte anfänglich ein rapider Rückgang von I^* , obwohl die Intensität der Globalstrahlung weiter zunahm und wurde durch die Zunahme des Biovolumens der Phytoplankter verursacht. Daran schloß sich eine Phase an, in der I^* abnahm, sowohl aufgrund der abnehmenden Intensität der Globalstrahlung als auch durch das weiter zunehmende Biovolumen des Phytoplanktons. Während der lange anhaltenden Eisbedeckung im Winter 1995/96

erreichte der Verlauf von I^* seinen Tiefpunkt mit Werten im Bereich von $10\text{--}20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. In den kurzen Phasen zusätzlicher Schneebedeckung fiel I^* auf Werte nahe $0 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Im Gegensatz zum Verlauf der Sichttiefe, des Attenuationskoeffizienten und der euphotischen Zone war der Verlauf von I^* weder parallel noch spiegelbildlich zum Verlauf des Biovolumens des Phytoplanktons und der Chlorophyll *a*-Konzentrationen. Ein Vergleich der I^* -Werte zwischen den Gewässern zeigt, daß diese im Melangsee auf einem höheren Niveau lagen. Die Amplitude von I^* erreichte hier bis zu $220 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, während sie im Langen See und im Petersdorfer See nur $120 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreichte.

Einfluß der Lichtbedingungen auf die Ausbildung und Persistenz von Cyanobakteriendominanzen im Vergleich zum eukaryotischen Phytoplankton

Cyanobakterien haben im Vergleich zu eukaryotischen Phytoplanktern geringere Lichtansprüche (z.B. Zevenboom & Mur 1980, Tilzer 1987). Dies wird zurückgeführt auf ihre effektivere Ausnutzung des Lichtspektrums mit Hilfe ihrer akzessorischen Pigmente und ihre bessere Energiebilanz bei der Nutzung von niedrigen Lichtintensitäten (Van Liere *et al.* 1979, Mur 1983). Darüber hinaus können sie rasch wechselnde Lichtintensitäten besser ausnutzen, was besonders in stark eutrophierten Gewässern mit einem sehr steilen Lichtgradienten bei Langmuirzirkulation einen Konkurrenzvorteil darstellt (Nixdorf & Behrendt 1991, Schubert 1996). Als Resultat hiervon werden Dominanz und Massenentwicklung von Cyanobakterien häufig in eutrophen Gewässern in Phasen mit relativ niedrigem Lichtangebot beobachtet (z.B. Smith 1986, Schreurs 1992, Scheffer *et al.* 1997). Übereinstimmend mit diesen Beobachtungen wurden auch in den hier untersuchten Gewässern die höchsten Biovolumina der Cyanobakterien bei sehr niedrigen I^* -Werten während der Sommer- und Herbstmonate gefunden. Die Beurteilung des Einflusses der Lichtbedingungen auf die Entwicklung der Cyanobakterien und umgekehrt über den gesamten Beobachtungszeitraum birgt jedoch ähnliche Unwägbarkeiten, wie sie aus der "Henne-Ei-Problematik" bekannt sind. Dies wird besonders anschaulich anhand eines Vergleichs zwischen der Dynamik der Cyanobakterien und dem Verlauf von I^* im Langen See und im Melangsee. In diesen Gewässern war im Frühjahr zu dem Zeitpunkt, als I^* ihr Maximum erreicht hatte, eine steile Zunahme des Biovolumens der Cyanobakterien zu verzeichnen, die ihrerseits einen steilen Abfall von I^* verursachte. In den folgenden 3 Monaten wurde I^* überwiegend durch das Biovolumen der Cyanobakterien bestimmt. Im Langen See nahm das Biovolumen annähernd kontinuierlich zu und verursachte wiederum eine entsprechende Abnahme von I^* . Im Melangsee resultierte ein kurzer Zusammenbruch des Biovolumens der Cyanobakterien in einem Peak von I^* , der in Folge eines erneuten Biovolumenpeaks der Cyanobakterien wieder steil abfiel. Erst ab Mitte August wurde I^* zusätzlich vermindert durch den Rückgang der Globalstrahlung.

Da die Startbedingungen der Cyanobakterienentwicklung mit vergleichsweise hohen Lichtintensitäten verbunden waren, scheint die Lichtintensität in dieser Phase zunächst nicht die entscheidende Steuergröße für den Erfolg der Cyanobakterien gegenüber eukaryotischen

Phytoplanktern zu sein. Einschränkend muß hier jedoch bereits erwähnt werden, daß auch innerhalb der Cyanobakterien einige Arten höhere Lichtansprüche haben. Auf die Möglichkeit einer anfänglichen Entwicklung von Cyanobakterien mit höheren Lichtansprüchen, in deren Folge sich erst Cyanobakterien mit niedrigeren Lichtansprüchen entwickeln, wird im folgenden Kapitel ausführlicher eingegangen. Nachdem Cyanobakterien hohe Biovolumina ausgebildet hatten, ist die Lichtintensität durch die Cyanobakterien so weit vermindert, daß die Entwicklung von eukaryotischen Phytoplanktern mit großer Wahrscheinlichkeit lichtlimitiert war. Die Cyanobakterien selbst scheinen demnach maßgeblich an der Gestaltung eines für sie vorteilhaften Milieus beteiligt zu sein. Dabei ist das Maß, in dem die Lichtintensität durch die Cyanobakterien vermindert wird, wiederum in engem Zusammenhang mit den Nährstoffbedingungen in den Gewässern zu sehen. Cyanobakterien verursachen bei gleichen Gesamtphosphor-Konzentrationen eine höhere Trübung der Gewässer als eukaryotische Phytoplankter (Scheffer *et al.* 1997). Umgekehrt wird jedoch von Nixdorf & Deneke (1997) argumentiert, daß sich in Flachseen mit zunehmender Flachheit der Gewässer die Lichtbedingungen, in Form des Verhältnisses von Z_{eu}/Z_{mix} verbessern und deshalb Cyanobakterien die vorhandenen Phosphorkonzentrationen besser ausnutzen können. Voraussetzung hierfür ist eine andauernde Durchmischung der Gewässer, womit als dritte Steuergröße für die Entwicklung der Cyanobakterien neben Nährstoffkonzentrationen und Lichtintensität, Mixis von Bedeutung ist. Die generelle Bedeutung von synergistischen Effekten von Licht und Nährstoffen auf die Entwicklung von Cyanobakterien wurde auch von Smith (1986) nachgewiesen. In polymiktischen Flachseen scheinen sich ferner die synergistischen Effekte von Licht und Nährstoffen durch Mixis mit Sedimentresuspension zu verstärken, da durch Mixis einerseits Nährstoffpulse verursacht werden und andererseits die Lichtintensität phasenweise vermindert wird. Beides scheint die Entwicklung von Cyanobakterien gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern zu begünstigen (Gons *et al.* 1991). Auch die Ergebnisse aus dem Langen See und dem Melangsee lassen sich im Sinne eines synergistischen Effektes von Licht und Phosphor interpretieren. In beiden Gewässern verläuft die Zunahme der Cyanobakterien parallel zu einer Verminderung der Lichtintensität und einer Zunahme der TP-Konzentrationen. Letzteres könnte gleichfalls als Hinweis gewertet werden für eine effektive Ausnutzung von Nährstoffpulsen.

3.2.2.3 Temperatur

Die Gewässertemperaturen wiesen einen ausgeprägten Jahreszyklus auf mit maximalen Werten von 20-25°C während der Sommermonate und minimalen Werten von 0-4°C während der Wintermonate (Abb. 7). Im Winter 1995/96 waren die Gewässer über fast 5 Monate mit Eis bedeckt, das eine Stärke von 60 cm erreichte. Während dieser Zeit war die Wassersäule der Gewässer invers geschichtet mit Temperaturen von 0°C direkt unter der Eisdecke bis zu 4°C über dem Sediment. Kurz vor der Eisschmelze erreichten die Wassertemperaturen unter der

Eisdecke bereits Werte bis 8°C. Unterschiede bezüglich der Wassertemperaturen zwischen den Gewässern wurden nicht beobachtet.

Im Langen See und im Melangsee ist ein enger Zusammenhang zu erkennen zwischen der Zunahme der Wassertemperatur und der Zunahme der Cyanobakterienbiovolumina. Die Populationspeaks fallen in diesen Gewässern mit den Temperaturpeaks zusammen oder folgen direkt auf diese. Eine enge Parallelität ist zudem im Melangsee zwischen der Abnahme der Cyanobakterienbiovolumina und der Temperatur zu erkennen. Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß die Wassertemperatur bei der Steuerung der Cyanobakteriendynamik einen relevanten Faktor darstellt. Über die Wassertemperatur allein lassen sich die Cyanobakteriendominanzen jedoch nicht erklären. Betrachtet man den Langen See, so ist zwar bei abnehmender Temperatur ebenfalls eine Abnahme der Cyanobakterienbiovolumina zu verzeichnen, diese findet jedoch im Vergleich zum Melangsee später statt. Darüber hinaus ist der relative Anteil der Cyanobakterien im Langen See bis in den Winter hinein bei Temperaturen von 0-4 °C groß und eine erneute Zunahme von Cyanobakterien während der Eisbedeckung im März 1996 spricht ebenfalls gegen eine Steuerung deren Dynamik durch Temperatur. Kein Zusammenhang besteht zwischen dem Verlauf der Wassertemperatur und dem Verlauf der Phytoplanktodynamik im Petersdorfer See. Die annähernd ganzjährige Dominanz von Cyanobakterien im Petersdorfer See widerspricht gänzlich der allgemeinen Annahme, daß Cyanobakterien generell durch hohe Wassertemperaturen gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern begünstigt werden. Hier gilt es, die Zusammensetzung der Cyanobakterien zu berücksichtigen. Dabei scheint der Erfolg gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern von *P. agardhii* nur teilweise und der von *Limnothrix* spp. gar nicht über die Temperatur gesteuert zu sein. Die hier gemachten Beobachtungen, nach denen sich Populationen von *P. agardhii* bzw. *Limnothrix* spp. auch bei niedrigen Temperaturen positiv entwickeln, stehen in Übereinstimmung mit anderen Freilandbeobachtungen (z.B. Meffert 1989, Chorus 1989, Agbeti & Smol 1995).

3.2.2.4 pH-Wert

Der pH-Wert steht in engem Zusammenhang mit der Verteilung der DIC-Species (DIC = dissolved inorganic carbon). Der Anteil der für alle Phytoplankter verwertbaren Kohlensäure (CO₂) sinkt bei zunehmendem pH Wert und ab pH 9 liegt nur noch Bikarbonat (HCO₃⁻) vor. Steigt der pH weiter an, verschiebt sich das Gleichgewicht zu Karbonat (CO₃²⁻) hin. Die meisten Phytoplankter können durch den pH *per se* geschädigt werden, wenn dieser Werte größer pH 10 beträgt (Reynolds 1984, Harris 1978). Limitation der Photosynthese kann durch den Verbrauch von CO₂ und eine Verschiebung der DIC-Species auftreten (Talling 1976). Phytoplankter, die keinen hohen pH und niedrige CO₂-Konzentrationen tolerieren, sind daher charakteristisch für oligotrophe Gewässer oder Weichwasserseen (Moss 1973). Für die Produktion und das Wachstum von Phytoplanktern in eutrophen Gewässern mit hohen pH-Wer-

ten und niedrigen CO_2 -Konzentrationen ist dagegen ihre Toleranz gegenüber hohen pH-Werten, ihre Halbsättigungskonstante und Speicherkapazität für CO_2 und die Fähigkeit, HCO_3^- als anorganische C-Quelle nutzen zu können ausschlaggebend. Bei Cyanobakterien verläuft die lichtgesättigte Photosynthese über einen weiten pH-Bereich (7-10) optimal (Coleman & Coleman 1981), weshalb sie im Vergleich zu eukaryotischen Phytoplanktern in der Lage sind, bis zu einem pH von 10 zu wachsen (Reynolds 1986). Sie haben wesentlich niedrigere Halbsättigungskonstanten für CO_2 als Grünalgen (King 1970) sowie ein größeres Speichervermögen für CO_2 (Raven 1985) und sind in der Lage, HCO_3^- als C-Quelle zu verwerten und zu speichern (Miller & Coleman 1980). Nach Shapiro (1990) sind die hohen pH-Werte und niedrigen CO_2 -Konzentrationen in eutrophen Gewässern besonders bedeutend für die Ausbildung von Cyanobakteriendominanzen.

Die hier gemessenen pH-Werte liegen in einem für eutrophe Gewässer typischen Bereich zwischen pH 8-9 (Abb. 7). Etwas höhere Werte wurden im Langen See mit durchschnittlich pH 8,5 und maximalen Werten von 9,7 gemessen. Im Melangsee und im Petersdorfer See wurden dagegen nie Werte größer pH 9 gemessen. Auffällig ist das Absinken der pH-Werte im Melangsee im Winter auf durchschnittlich pH 7,3. Umgekehrt erreichen im Langen See die pH-Werte im Winter ihr Maximum mit 9,7. Während dieser Periode zeichnet sich der Melangsee im Vergleich zu den anderen Untersuchungsgewässern durch die Dominanz von Chrysophyceen und das Fehlen von Cyanobakterien aus. Dies kann zum einen als Hinweis darauf gewertet werden, daß für die Entwicklung von Chrysophyceen diese vergleichsweise niedrigen pH-Werte eine Voraussetzung darstellen. Zum anderen scheint die Entwicklung von Cyanobakterien, besonders von *Limnothrix* spp., deren pH-Optimum bei 9 liegt (Meffert 1973), durch vergleichsweise niedrige pH-Werte im Melangsee gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern benachteiligt zu sein, während sie im Langen See und im Petersdorfer See bei höheren pH-Werten während der Wintermonate auftreten. Dennoch ist *Limnothrix* spp. im Langen See bei den bemerkenswert hohen pH-Werten gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern nur subdominant vertreten, was verdeutlicht, daß hohe pH-Werte allein für den Erfolg von Cyanobakterien nicht ausreichen und besonders im Winter weitere Faktoren, wie Temperatur, für die Steuerung der Phytoplanktodynamik entscheidend sind. Betrachtet man den Verlauf der pH-Werte zusammen mit dem Verlauf der Cyanobakterienbiovolumina über den gesamten Beobachtungszeitraum, dann zeigt sich am Beispiel des Melangsees eine enge Parallelität zwischen den beiden Kurven, was für einen relevanten Einfluß des pH-Wertes bzw. der CO_2 -Konzentration auf die Phytoplanktodynamik spricht. Dies stimmt mit der Hypothese von Shapiro (1990) überein. Dagegen wird im Petersdorfer See und im Langen See kein Zusammenhang zwischen der Ausbildung von Cyanobakteriendominanzen und hohem pH-Werten offensichtlich. Im Gegenteil, im Langen See sind die pH-Werte nach dem Dominanzwechsel von Cyanobakterien zu eukaryotischen Phytoplanktern am höchsten. Wie im Zusammenhang mit der Temperatur lassen sich auch hier nur einzelne Sequenzen in der Phytoplanktodynamik durch Steuerung über den pH-Wert erklären. Schließlich muß auch bei der Interpretation von Zusammenhängen zwischen dem pH-Wert und der Phytoplankton-

dynamik berücksichtigt werden, daß der pH-Wert sowie die CO₂-Konzentration zwar einerseits einen Einfluß auf die Entwicklung des Phytoplanktons haben, andererseits sind sie jedoch das Resultat der Primärproduktions bzw. der Respiration. Eine Unterscheidung zwischen Ursache und Wirkung der pH-Werte sowie der CO₂-Konzentrationen ist daher nicht möglich. Analog zu den Lichtbedingungen werden auch Bedingungen von hohen pH-Werten und niedrigen CO₂-Konzentrationen, welche die Entwicklung von Cyanobakterien gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern begünstigen, durch die Cyanobakterien selbst mitverursacht.

3.2.3 Welche Faktoren steuern die Dynamik der verschiedenen Cyanobakterien ?

Die Dynamik der einzelnen Cyanobakterien ist vergleichend für die 3 Untersuchungsgewässer in Abbildung 8 dargestellt. Um den Einfluß der abiotischen Faktoren auf die Steuerung der Dynamik aufzuzeigen, sind dort der Verlauf der Nährstoffkonzentrationen, der mittleren Lichtintensität I^* und der Temperatur, aus den Abbildungen 6 und 7, wiederholt dargestellt.

3.2.3.1 Dynamik der Nostocales in Relation zu abiotischen Faktoren

Nennenswerte Biovolumina wurden von *Aphanizomenon* spp., *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. im Langen See und im Melangsee ab Mai beobachtet. Ab Juni ist ein steiler Anstieg zu verzeichnen, Populationsmaxima wurden in den Monaten Juli / August verzeichnet, wobei für *Aphanizomenon* spp. Ende August bzw. im September ein zweites kleineres Populationsmaxima beobachtet wurde. Populationsmaxima von *C. raciborskii* wurden erst Ende August / Anfang September beobachtet. Die Beschränkung der Nostocales auf die Sommermonate, läßt sich unter anderem aus deren hohen Temperaturansprüchen erklären. Besonders die Populationsmaxima von *C. raciborskii* fallen jeweils mit dem Peak der Wassertemperaturen zusammen.

Die Entwicklung der Populationen von *Aphanizomenon* spp., *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. im Langen See und Melangsee fallen in eine Phase mit niedrigen NO₃-N-Konzentrationen, die im Bereich der Nachweisgrenze lagen, und niedrigen NH₄-N-Konzentrationen, unter 100 µg L⁻¹ sowie niedrigen DIP-Konzentrationen, die in einem Bereich von 5-10 µg L⁻¹ lagen. Trotz anhaltend niedrigen DIP-Konzentrationen ist aus der Zunahme der TP-Konzentrationen zu schließen, daß ein interner oder externer Eintrag von Phosphor stattgefunden hat. Zusammen mit den TP-Konzentrationen steigen die Biovolumina von *Aphanizomenon* spp., *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. an. Ihre Populationsmaxima fallen zusammen mit dem Zeitpunkt, zu dem die TP-Konzentrationen ihr sommerliches Maximum erreichen. Ferner findet ihr Populationswachstum in der Phase der jeweils höchsten mittleren Lichtintensität I^* in den beiden Gewässern statt. Nachdem das Maximum von I^* überschritten ist, nehmen die Nostocales parallel zu I^* ab. Diese Zusammenhänge deuten auf einen gemeinsamen bzw. abwechselnden Einfluß von Licht und Nährstoffen auf die Steuerung der Dynamik der Nostocales hin. Die Höhe ihres Populationsmaximums scheint dabei

durch das Phosphorangebot begrenzt zu sein. Darauf deutet zum einen ihr paralleler Anstieg mit den TP-Konzentrationen hin und das Zusammentreffen des Peaks der TP-Konzentrationen mit dem des Populationsmaximums. Zum anderen erreichen sie im Langen See bei höheren TP-Konzentrationen auch höhere maximale Biovolumina als im Melangsee bei niedrigeren TP-Konzentrationen. Eine Begünstigung ihrer Entwicklung ist auch auf Grund der niedrigen DIN-Konzentrationen denkbar, da hier ihr Vorteil durch N-Fixierung gegenüber anderen Cyanobakterien und eukaryotischen Phytoplanktern zum Tragen kommen kann. Nach Blomqvist *et al.* (1994) sind diazotrophe Cyanobakterien bei Nitrat-Konzentrationen $< 20 \mu\text{g L}^{-1}$ gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern überlegen. Die Abnahme des Biovolumens der Nostocales erfolgt jedoch im Melangsee und im Langen See trotz weiter andauernder geringer DIN-Konzentrationen und einer nur geringfügigen Abnahmen der TP-Konzentrationen. Für diese negative Entwicklung scheint daher besonders die abnehmende Lichtintensität verantwortlich zu sein.

3.2.3.2 Dynamik von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. in Relation zu abiotischen Faktoren

Eine Dynamik dieser Arten dergestalt, wie sie im Langen See beobachtet wurde, mit Massentwicklungen von *P. agardhii* vom Sommer bis zum Winter, während *Limnothrix* spp. ihr Populationsmaxima im Frühjahr erreicht und sich darüber hinaus auch im Winter entwickelt, wurde auch für zahlreich andere Gewässer beschrieben (z.B. Foy *et al.* 1976, Nixdorf & Hoeg 1993, Chorus 1989, Berger & Sweers 1988). Ungewöhnlich ist dagegen deren Dynamik im Melangsee, wo bereits im Juni/Juli eine kurz andauernde Massenentwicklung von *P. agardhii* beobachtet wurde und erst nach deren Zusammenbruch die Massenentwicklung von *Limnothrix* spp. beginnt. Hierfür sind aus unseren Breitengraden keine vergleichbaren Beobachtungen bekannt, lediglich Rojo & Cobelas (1994) beschreiben eine saisonal gleiche Abfolge dieser Arten für ein spanisches Gewässer. Bemerkenswert ist auch die annähernde Monokultur von *Limnothrix* spp. im Petersdorfer See ohne deutlich ausgeprägte Populationsmaxima.

Die Entwicklung von *Limnothrix* spp. im Winter im Langen See lässt sich allgemein durch die niedrigen Licht- und Temperaturansprüche dieser Art erklären (Foy 1983). Die Population von *Limnothrix* spp. erreicht dort ihr Maximum erst nach dem Wintermaximum der eukaryotischen Phytoplankter und der gelösten anorganischen Nährstoffkonzentrationen. Demnach scheint *Limnothrix* spp. zwar aufgrund der niedrigen Licht- und Temperaturverhältnisse im Winter wachsen zu können, ist aber bei ausreichendem DIN- und DIP-Konzentrationen gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern mit höheren Wachstumsraten unterlegen. Die Population kollabiert schließlich im April in direkter Folge auf den schnellen und extremen

Langer See

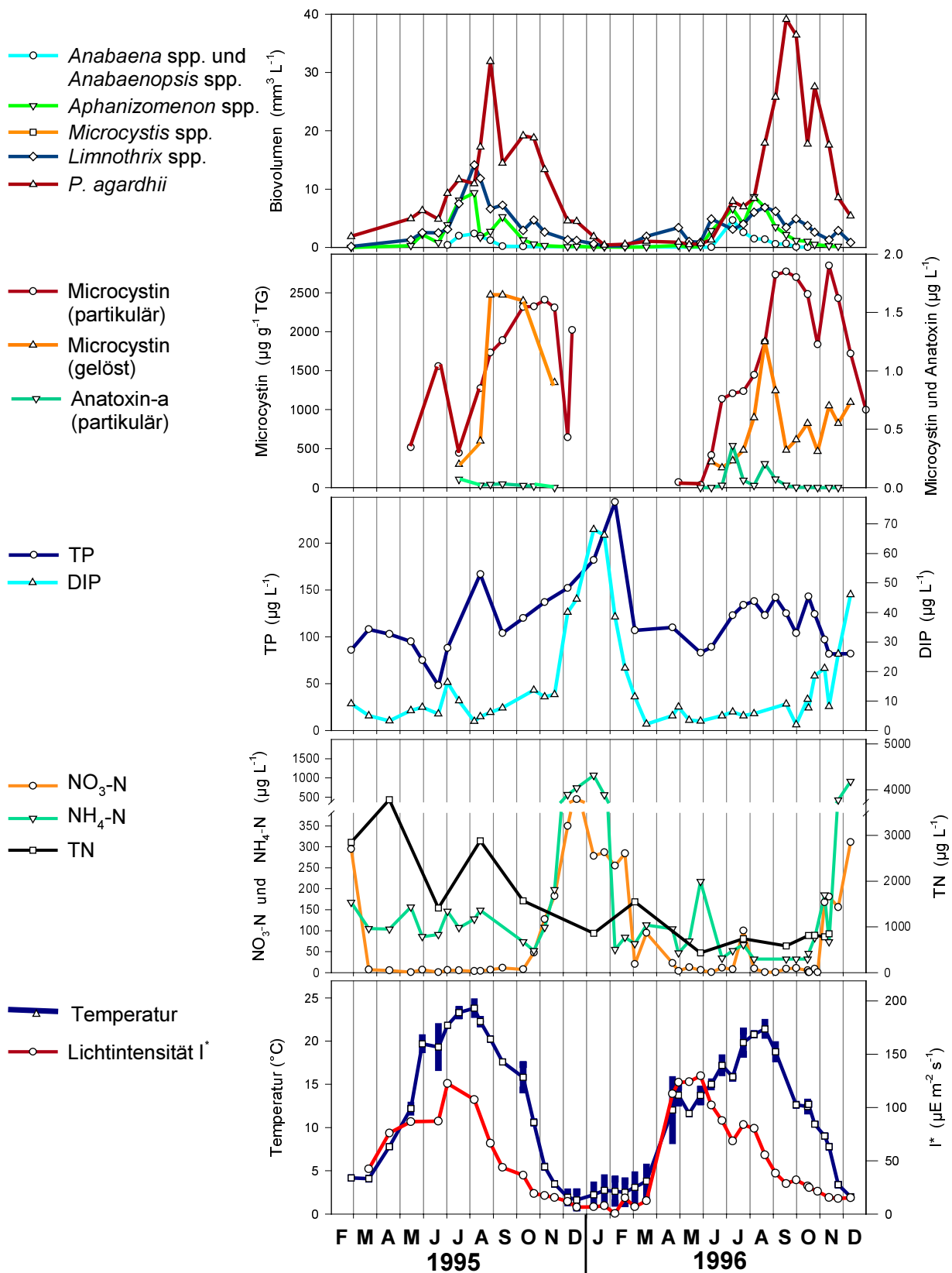
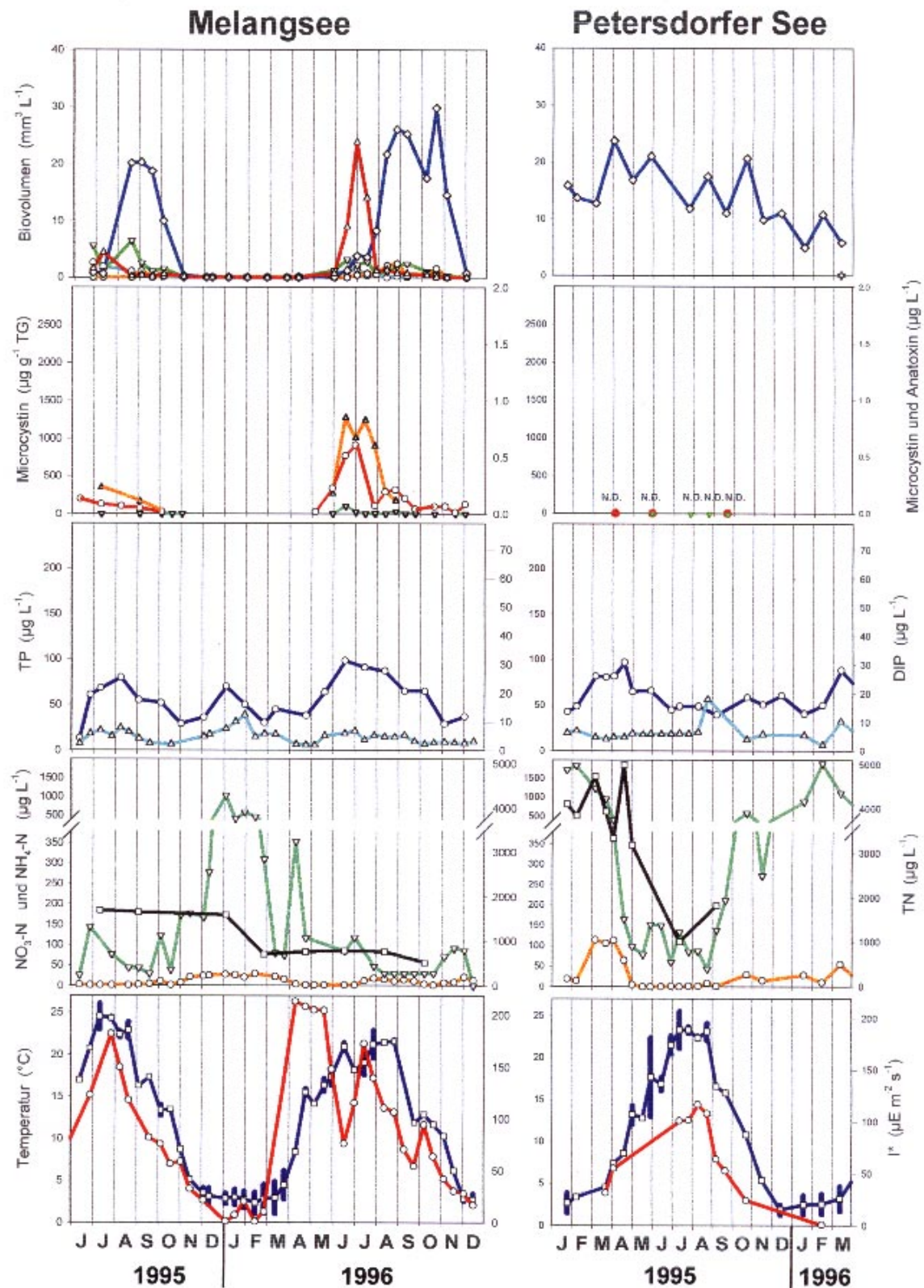


Abbildung 8 : Jahresverläufe der Cyanobakterien Biovolumina, der Toxinkonzentration (partikuläre Anatoxin- und Microcystin-Konzentration und ELISA Werte der gelösten Microcystin-Konzentrationen), der Nährstoff-Konzentrationen (TP = Gesamtphosphor, DIP = gelöster anorganischer Phosphor, TN = Gesamtstickstoff) der mittleren Lichtintensität in der Wassersäule, der Temperatur (präsentiert als Balken zwischen den Minimal- und Maximalwerten der gemessenen Vertikalprofile), für den Langer See (diese Seite), Melangensee und Peterdorfer See (gegenüberliegende Seite).



Anstieg von I^* nach der Eisschmelze. Dies kann als Hinweis darauf gewertet werden, daß *Limnothrix* spp. durch die hohe Lichtintensität geschädigt wird. Ähnliche Beobachtungen wurden auch von Meffert (1989) gemacht, die unter wachstumsstimulierenden Lichtbedingungen aber gleichzeitigem Nährstoffmangel Zellysis von *Limnothrix redekei* fand.

Die Lichtintensität ist ebenfalls ein entscheidender Steuerfaktor für die Entwicklung von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* im Frühjahr sowie für deren Massenentwicklungen im Sommer. Mit abnehmender Lichtintensität steigt das Biovolumen dieser Arten. Demnach wird ihre Entwicklung mit abnehmender Lichtintensität gegenüber den anderen Cyanobakterien und dem eukaryotischen Phytoplankton begünstigt. Einschränkend muß für diesen Zusammenhang hier zunächst auf das Henne-Ei-Problem hingewiesen werden, das bereits in Kapitel 3.2.3.2 erörtert wurde und wonach die Abnahme der Lichtintensität durch das Phytoplankton mitverursacht wurde. Sowohl der Befund, daß die Entwicklung dieser Arten in erster Linie auf eine Verminderung der Lichtintensität zurückzuführen ist, als auch die Tatsache, daß die Verminderung der Lichtintensität durch sie selbst verursacht wird, steht in Einklang mit Ergebnissen von Scheffer *et al.* (1997). Ergänzend zu den Ergebnissen von Scheffer *et al.* (1997) geben hier zwei Sequenzen aus der Phytoplanktodynamik und der Lichtintensität Grund zu der Annahme, daß für die anfängliche Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. erst eine Verminderung der Lichtintensität erfolgen muß. Erstens konnte an dem Zusammenbruch der winterlichen *Limnothrix* spp. Population im Langen See gezeigt werden, daß zu hohe Lichtintensitäten die Entwicklung dieser Arten hemmen. Zweitens wird die Lichtintensität im Frühjahr zu einem relevanten Anteil durch die Entwicklung der Nostocales vermindert. In dieser Phase entwickeln sich *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* im Melangsee und im Langen See parallel zu den Nostocales. Letztere haben in ihrer Gesamtheit bis Mai/Juni gleich hohe und teilweise höhere Biovolumina wie *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* (Vergleiche hierzu die kumulative Darstellung des Verlaufs der Biovolumina Abb. 5.). Die Massenentwicklungen von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. folgen jeweils auf die Populationspeaks der Nostocales. Unter Berücksichtigung dieser Verminderung der Lichtintensität durch die Nostocales scheint es möglich, daß *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* sich im Frühjahr im "Schatten" der Nostocales entwickeln. Mit Erreichen des ersten Populationspeaks der Nostocales ist die Lichtintensität durch die Nostocales sowie durch *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* so weit vermindert, daß eine Massenentwicklung letzterer möglich wurde. Ferner wäre eine Begünstigung der Entwicklung von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* im Frühjahr durch die Beschattung der Nostocales, im wahrsten Sinne des Wortes denkbar, wenn man die Möglichkeit einer unterschiedlichen vertikalen Einschichtung dieser Arten in Betracht zieht, die zumindest in Phasen geringer Wasserbewegungen möglich ist. Dieser Aspekt wurde hier jedoch nicht untersucht und bleibt daher spekulativ. Ein weiterer positiver Effekt der Nostocales auf die Entwicklung von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii*, könnte zudem in Form eines Stickstoffeintrages in die Gewässer bestehen, wenn man davon ausgeht, daß sie aufgrund der niedrigen DIN-Konzentrationen N_2 fixierten und bei Lysis ihrer Zellen Stickstoffverbindungen freigesetzt werden. Eine vergleichbare These wurde von Kohl *et al.* (1985) auf-

gestellt, die davon ausgehen, daß in einer Vergesellschaftung von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* mit *Aphanizomenon gracile* im Großen Müggelsee, *A. gracile* die beiden Oscillatorien Arten mit N-Verbindungen versorgt und die Phytoplanktongemeinschaft bei N-Limitation stabilisiert.

Die unterschiedliche Dynamik der Nostocales im Vergleich zu den Oscillatoriales im Melangsee und im Langer See konnte hier in erster Linie auf eine Steuerung durch die Lichtintensität und die Stickstoff-Konzentrationen zurückgeführt werden. Dagegen kann ein Einfluß dieser Steuergrößen als Ursache für die unterschiedliche Entwicklung von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* nahezu ausgeschlossen werden. Dies wird durch einen Vergleich zwischen den 3 Untersuchungsgewässern für diese Parameter während der Sommermonate deutlich. Vergegenwärtigt man sich den Gradienten in der vorherrschenden Dominanz der *Oscillatoriales* zwischen den Gewässern, von hauptsächlich *P. agardhii* dominiert (Langer See) über hauptsächlich *Limnothrix* spp. dominiert (Melangsee) zu ausschließlich *Limnothrix* spp. dominiert (Petersdorfer See), dann wäre theoretisch von einer Steuergröße, die für diese Dominanzen relevant ist, ebenfalls ein Gradient zu erwarten. Dies ist weder für die mittlere Lichtintensität I^* noch für die Nitrat-, Ammonium- und TN-Konzentrationen der Fall.

Eine relevante Steuergröße stellt dagegen Phosphor dar. Die TP-Konzentrationen liegen während der Sommermonate im Langer See bei überwiegender Dominanz von *P. agardhii* in einem Bereich von 110-160 $\mu\text{g L}^{-1}$, im Melangsee bei überwiegender Dominanz von *Limnothrix* spp. von 50-100 $\mu\text{g L}^{-1}$ und im Petersdorfer See bei ausschließlicher Dominanz von *Limnothrix* spp. von 40-60 $\mu\text{g L}^{-1}$. Aus der Zunahme der TP-Konzentrationen vom Frühjahr bis zum Sommer im Melangsee und im Langer See geht zudem hervor, daß in dieser Zeit ein Eintrag von Phosphor in die Gewässer stattgefunden hat. Ob es sich hierbei um einen externen Eintrag über Zuflüsse handelt oder um eine interne Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment, kann hier nicht geklärt werden. In den gemessenen DIP-Konzentrationen spiegelt sich dieser Eintrag kaum wider. Allerdings wiesen die DIP-Konzentrationen im Langer See während der Sommermonate eine leicht zunehmende Tendenz mit Werten von 5-15 $\mu\text{g L}^{-1}$ auf, während sie in den beiden anderen Gewässern nahezu konstant niedrige Werte um 5 $\mu\text{g L}^{-1}$ aufwiesen. Zunehmende Phosphor-Konzentrationen scheinen daher die Entwicklung von *P. agardhii* gegenüber *Limnothrix* spp. zu begünstigen und umgekehrt.

Ein weiterer Aspekt, den es hier zu berücksichtigen gilt, sind Unterschiede in den Durchmischungsverhältnissen zwischen den Gewässern, die bereits von Rücker *et al.* (1997) als mögliche Ursache für die unterschiedliche Dominanz der Oscillatoriales diskutiert wurden. Bei gleicher Intensität der Windstärke ist für die Intensität der Durchmischung eines Gewässers dessen Oberflächenausdehnung von Bedeutung und die Häufigkeit von Durchmischungsereignissen mit Sedimentresuspension hängt von der Tiefe der Gewässer ab (Scheffer 1998). In Anbetracht der Tatsache, daß der Lange See eine größere Oberflächenausdehnung hat (Tab. 1) und in einer Ebene liegt, während der Melangsee und der Petersdorfer See eine deutlich kleinere Oberflächenausdehnung haben, von Wald umgeben

sind und im Tal liegen, kann davon ausgegangen werden, daß windbedingte Durchmischungsereignisse mit Sedimentresuspension im Längen See häufiger sind als in den beiden anderen Gewässern. Sedimentresuspension führt zudem in eutrophen Flachseen mit einer hohen internen Nährstoffbelastung im Sediment zu einem bedeutenden Phosphoreintrag in die Gewässer (De Groot 1981, Kristensen *et al.* 1992, Osgood 1988). Es scheint daher durchaus möglich, daß aufgrund einer höheren Frequenz von Durchmischungsereignissen mit Sedimentresuspension im Längen See höhere TP-Konzentrationen auftreten und, daß die Entwicklung von *P. agardhii* durch die Phosphorpulse bei Sedimentresuspension gegenüber *Limnotherix* spp. begünstigt wird. Diese These wurde 1997 im Längen See experimentell in einem Enclosure-Experiment getestet (siehe Kap. 3.3).

3.2.4 Verlauf der Toxinkonzentrationen in Relation zur Cyanobakteriendynamik und abiotischen Faktoren

Begleitend zur Untersuchung der Cyanobakteriendynamik wurde die Dynamik der partikulären und gelösten Microcystine sowie des Anatoxin-a in den Gewässern untersucht. Der Verlauf der Konzentrationen des partikulären und des gelösten Microcystins und des partikulären Anatoxin-a sind in Abbildung 8 vergleichend zum Verlauf des Biovolumens der verschiedenen Cyanobakterien dargestellt.

3.2.4.1 Microcystine

partikuläres Microcystin

Die höchsten partikulären Microcystin-Konzentrationen wurden im Längen See mit Maximalwerten von $2800 \mu\text{g g}^{-1}$ TG gemessen. Im Melangsee wurden deutlich niedrigere Konzentrationen mit Maximalwerten von $900 \mu\text{g g}^{-1}$ TG ermittelt. Im Petersdorfer See wurde kein Microcystine nachgewiesen. Deutliche Unterschiede treten auch im Verlauf der partikulären Microcystin-Konzentrationen zwischen dem Längen See und dem Melangsee auf. Im Längen See steigen die Konzentrationen im Frühjahr an, erreichen im Spätsommer ihr Maximum und fallen erst zum Winter hin ab. Im Melangsee sind dagegen nur zwei kurze Microcystinpeaks im Sommer 1996 zu verzeichnen, während hier 1995 keine ausgeprägten Microcystinpeaks auftraten. Da der Beobachtungszeitraum 1995 hier erst im Juni begann, kann nicht ausgeschlossen werden, daß kurz zuvor ein Microcystinpeak auftrat.

Die Frage, auf welche Cyanobakterien die Microcystine hier zurückzuführen sind, soll anhand eines Vergleichs des Verlaufs der Microcystin-Konzentrationen zum Verlauf der Biovolumina der verschiedenen Cyanobakterien geklärt werden. Dabei werden zwei Punkte besonders deutlich: Zum einen wird eine enge Parallelität zwischen dem Verlauf der partikulären Microcystin-Konzentrationen und dem Verlauf der Biovolumina von *P. agardhii* im Längen See und im Melangsee offensichtlich. Zum anderen zeigen die Ergebnisse aus dem Petersdorfer See, daß bei ausschließlicher Dominanz von *Limnotherix* spp. keine meßbaren

Microcystin-Konzentrationen vorkommen. Letzteres wird auch anhand der Ergebnisse aus dem Melangsee bestätigt, in dem während der Dominanz von *Limnithrix* spp. keine nennenswerten Microcystin-Konzentrationen gemessen wurden. Diese Ergebnisse aus dem Melangsee und besonders aus dem Petersdorfer See zeigen deutlich, daß die unter *Limnithrix* spp. zusammengefaßten Arten keine Microcystine produzieren, was in Übereinstimmung mit den Ergebnissen aus dem Screeningprogramm (Kap. 3.1) steht. Ebenfalls übereinstimmend mit den Ergebnissen aus dem Screeningprogramm zeigen die Ergebnisse zur Dynamik der Cyanobakterien und der Microcystine, daß die Microcystin-Konzentrationen im Langen See und im Melangsee überwiegend auf *P. agardhii* zurückzuführen sind. Neben *P. agardhii* müssen im Langen See und im Melangsee als potentielle Microcystinbildner jedoch weitere Cyanobakterien berücksichtigt werden, die in Phasen hoher Microcystin-Konzentrationen beobachtet wurden. Im Langen See trat *Microcystis* spp. in beiden Untersuchungsjahren nur vereinzelt auf und kommt daher als Produzent dieser hohen Microcystin-Konzentrationen nicht in Betracht. Der Anstieg der Biovolumina von *Anabaena* spp. und *Aphanizomenon* spp. verläuft dagegen parallel zum Anstieg der Microcystin-Konzentrationen. In dieser Phase könnte ein Teil der Microcystine auf diese Arten zurückzuführen sein. Allerdings nimmt die Microcystin-Konzentration trotz rückläufiger Entwicklung dieser Arten weiter zu. Dies spricht gegen einen relevanten Anteil von *Anabaena* spp. und *Aphanizomenon* spp. an den hohen spätsommerlichen Microcystin-Konzentrationen. Im Melangsee fällt der erste höhere Microcystin Peak neben einem hohen Biovolumen Peak von *P. agardhii* (bis $25 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$) auch mit niedrigeren Biovolumen Peaks von *Anabaena* spp. (bis $2 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$) und *Aphanizomenon* spp. (bis $4 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$) zusammen. Ein Teil der Microcystin-Konzentrationen könnte demnach auch hier auf *Anabaena* spp. und *Aphanizomenon* spp. zurückzuführen sein. Während des zweiten kleineren Microcystin Peaks im Melangsee traten keine relevanten Biovolumina von *P. agardhii* auf, statt dessen fällt dieser Peak zusammen mit Biovolumen Peaks von *Microcystis* spp., *Aphanizomenon* spp. und *C. raciborskii*. Für die Beurteilung dieser Cyanobakterien im Zusammenhang mit den hier gemessenen Microcystin-Konzentrationen sind die folgenden beiden Punkte von Bedeutung. Weder für *Aphanizomenon* spp. noch für *C. raciborskii* wurde bisher Microcystinproduktion nachgewiesen. Unterschiedliche Microcystin-Konzentrationen wurden für Dominanzen von *Anabaena* spp. mit durchschnittlich $100 \mu\text{g g}^{-1} \text{ TG}$, *Microcystis* spp. von durchschnittlich $800 \mu\text{g g}^{-1} \text{ TG}$ und *P. agardhii* von durchschnittlich $1400 \mu\text{g g}^{-1} \text{ TG}$ gemessen (Fastner *et al.* 1999, Henriksen 1996). Unter Berücksichtigung dieser Ergebnisse und dem hier vorgenommenen Vergleich zwischen dem Verlauf der Microcystin-Konzentrationen und dem Biovolumen der verschiedenen Cyanobakterien sind die partikulären Microcystine im Langen See mit großer Wahrscheinlichkeit auf *P. agardhii* zurückzuführen und nur ein sehr geringer Anteil im Frühsommer auf *Anabaena* spp. Im Melangsee ist 1995 der erste höhere Microcystin Peak ebenfalls mit großer Wahrscheinlichkeit auf *P. agardhii* zurückzuführen und zu einem geringeren Anteil auf *Anabaena* spp., während sich der zweite niedrigere Peak wahrscheinlich auf *Microcystis* spp. zurückführen läßt.

Welche Faktoren Einfluß auf die Microcystin-Konzentration bzw. -Produktion haben, kann hier nicht abschließend geklärt werden. Als Ergebnis kann hier festgehalten werden, daß die Konzentration der Microcystine in erster Linie parallel verläuft zum Biovolumen von *P. agardhii*. Bedingungen, die sich positiv auf die Entwicklung von *P. agardhii* auswirken, führen darüber auch zu einer Zunahme der Microcystin-Konzentrationen. Da die Proben, aus denen die partikulären Microcystin-Konzentration bestimmt wurden, mit einem Netz angereichert wurden, stellen sie keine exakte Bezugsgröße dar zum Biovolumen der Cyanobakterien, das aus einem Aliquot der Wassermischprobe bestimmt wurde. Darüber hinaus kann bei Netzzügen auch eine selektive Anreicherung von Phytoplanktern nicht ausgeschlossen werden. Damit können die Microcystin-Konzentrationen hier nicht auf das Biovolumen von *P. agardhii* bezogen werden, um den Microcystingehalt pro Zelle zu berechnen. Dieser wäre jedoch notwendig, um weitere Möglichkeiten zur Steuerung der Microcystindynamik zu prüfen: Ob diese beispielsweise in verschiedenen Wachstumsphasen zu- bzw. abnehmen, wofür unter anderem Orr & Jones (1998) Anhaltspunkte fanden, oder ob abiotische Faktoren die Microcystin-Produktion beeinflussen, was in der Literatur kontrovers diskutiert wird (z.B. Hesse 1997, Sivonen 1990). Auf diese Punkte wird jedoch in den Kapiteln 3.3.7 detailliert eingegangen. Schließlich ist bekannt, daß innerhalb einer Cyanobakterienart toxische und nicht-toxische Stämme auftreten, was genetisch bedingt ist (Dittmann *et al.* 1997). Bei Freilandbeobachtungen ist eine qualitative Auswertung der Cyanobakterienzusammensetzung auf Stammniveau nicht möglich. Bei Zusammenhängen zwischen der Microcystin-Konzentration und einem bestimmten Umweltfaktor kann daher nicht geklärt werden, ob diese Faktoren die Entwicklung von toxischen Stämmen oder die Toxinproduktion eines Stammes beeinflussen.

Die Microcystin-Konzentrationen, die während der Massenentwicklung von *P. agardhii* im Langen See bis zu $2800 \mu\text{g g}^{-1}$ TG erreichten, gehören zu den höchsten Konzentrationen, die bei dem Screening auf Microcystine an 100 Gewässern 1995/96 in Deutschland ermittelt wurden. Höhere Microcystin-Konzentrationen bis zu $5000 \mu\text{g g}^{-1}$ TG wurden in diesem Screening lediglich für Gewässer mit Massenentwicklungen von *Planktothrix rubescens* ermittelt (Fastner *et al.* 1999). Massenentwicklungen toxischer Populationen von *P. agardhii* wurden auch beschrieben für Gewässer in Norwegen, Schweden, Finnland (Berg *et al.* 1986, Sivonen *et al.* 1990) und den Niederlanden (Leeuwangh *et al.* 1983).

Abschließend soll hier eine grobe Abschätzung des Gefährdungspotentials für den Menschen, durch diese vergleichsweise hohen partikulären Microcystin-Konzentrationen, vorgenommen werden. Geht man von den höchsten ermittelten Microcystin-Konzentrationen aus, die $2800 \mu\text{g g}^{-1}$ TG im Langen See betragen, und berechnet anhand der Seston-Konzentration, die zu diesem Zeitpunkt 25 mg L^{-1} betrug (unter Vernachlässigung der Tatsache, daß diese keine echte Bezugsgröße darstellen), die Microcystin-Konzentration pro Liter, so ergibt sich ein Wert von $70 \mu\text{g L}^{-1}$. Nach Rinehart *et al.* (1994) liegt der LD_{50} für Microcystine in einem Bereich von $50\text{-}250 \mu\text{g kg}^{-1}$ (i.p. mouse). Nimmt man sicherheitshalber den niedrigsten LD_{50} -Wert von $50 \mu\text{g kg}^{-1}$ an, dann müßte ein Mensch mit einem Körpergewicht von 70 kg ein

Wasservolumen von 70 L zu sich nehmen. Letale Effekte scheinen daher auszuschließen. Nicht auszuschließen sind subletale Schädigungen bei solch hohen Konzentrationen, für die jedoch keine Schwellenwerte vorliegen.

Gelöste Microcystine

Analog zu den partikulären Microcystinen wurden für die gelösten Microcystinen die höchsten Konzentrationen im Langen See mit Maximalwerten von $1,7 \mu\text{g L}^{-1}$ ermittelt. Im Melangsee lagen die Konzentrationen mit Maximalwerten von $0,9 \mu\text{g L}^{-1}$ niedriger. Die Konzentrationen der gelösten Microcystine liegen damit um einen Faktor von 10^3 niedriger im Vergleich zu den partikulären Microcystin-Konzentrationen. Im Petersdorfer See wurde auf die Analyse der gelösten Microcystine verzichtet, nachdem sich herausgestellt hatte, daß hier keine toxischen Cyanobakterien auftraten. Der Verlauf der gelösten Microcystin-Konzentrationen zeigt im Langen See in beiden Jahren einen steilen Anstieg zusammen mit den partikulären Microcystinen. Trotz weiter andauernden hohen partikulären Microcystin-Konzentrationen fällt die Konzentration der gelösten Microcystine nach ca. 4-8 Wochen steil ab. 1996 folgt auf diesen steilen Abfall ein erneuter Anstieg der gelösten Microcystin-Konzentrationen. Im Melangsee steigt die Konzentration der gelösten Microcystine ebenfalls mit den Konzentrationen der partikulären Microcystine an und zeigt auch hier nach ca. 8 Wochen einen rapiden Rückgang, der in diesem Fall einhergeht mit dem Rückgang der partikulären Microcystine.

Microcystine werden bei Lysis microcystinhaltiger Zellen freigesetzt (Watanabe *et al.* 1992). Der Anstieg der gelösten Microcystin-Konzentrationen ist daher sehr wahrscheinlich auf Zellysis zurückzuführen. Für den Rückgang der gelösten Microcystin-Konzentrationen ist deren Abbau entscheidend. Der Abbau von Microcystin kann bakteriell erfolgen (z.B. Cousins *et al.* 1996, Jones *et al.* 1994). Darüber hinaus findet in Gewässern in Anwesenheit von Huminstoffen ein indirekter photolytischer Abbau von Microcystinen statt (Welker & Steinberg 1999). Besonders der Verlauf der gelösten Microcystin-Konzentrationen im Langen See 1996 ist charakteristisch für einen bakteriellen Abbau, bei dem meist nach einer lag-Phase ein rapider Abbau erfolgt. Allerdings ist eine lag-Phase von ca. 10 Wochen sehr lange. Welker (1997) konnte in Kurzzeitexperimenten über 24 Stunden mit Proben aus dem Langen See (1996) zeigen, daß in einer so kurzen Zeitspanne kein signifikanter Abbau von gelöstem Microcystin erfolgt. Aus anderen Untersuchungen geht jedoch hervor, daß bereits nach 9 Tagen ein rapider Abbau von Microcystinen erfolgt (Jones & Orr 1994, Watanabe *et al.* 1992). Welche Gründe hier für den späten Abbau ausschlaggebend sind, kann nicht eindeutig beantwortet werden. Der erneute Anstieg der Konzentrationen des gelösten Microcystins könnte auf eine Zunahme der Zellysis von *P. agardhii* beim Rückgang der Population zurückzuführen sein. Gleichzeitig könnte sich die damit einhergehende Abnahme der Temperatur in einer Verlangsamung von bakteriellen Abbauprozessen ausdrücken und darüber hinaus die

abnehmende Lichtintensität eine Verminderung des photolytischen Abbaus zur Folge haben. Diese Annahmen bleiben jedoch hypothetisch, da die Abbauprozesse hier nicht gemessen wurden. Schließlich sei an dieser Stelle noch einmal darauf verwiesen, daß die Konzentrationen der gelösten Microcystine sehr gering sind und mit quantitativen Methoden wie der HPLC-Analytik nicht zu bestimmen waren, weshalb ein als semi-quantitativ zu bewertendes ELISA-Verfahren angewendet wurde. Geringe Konzentrationsschwankungen dürfen daher nicht überbewertet werden. Das wiederkehrende Muster im Verlauf der gelösten Microcystine im Langen See, kann jedoch als Hinweis für einen bakteriellen Abbau, wie er oben diskutiert wurde, gewertet werden.

3.2.4.2 Anatoxin-a

Konzentrationen von partikulärem Anatoxin-a wurden im Langen See während der Sommermonate in beiden Untersuchungsjahren ermittelt. Sie liegen in einem Bereich von $0,001 - 0,070 \mu\text{g L}^{-1}$ und zeigen im Sommer 1996 zwei kleine Peaks von $0,360$ und $0,200 \mu\text{g L}^{-1}$. Im Melangsee konnte 1995 kein partikuläres Anatoxin-a nachgewiesen werden. Im Sommer 1996 wurde an 4 Untersuchungsterminen partikuläres Anatoxin-a in einem Konzentrationsbereich von $0,005-0,070$ nachgewiesen. Im Petersdorfer See wurde kein partikuläres Anatoxin-a nachgewiesen. Die Konzentrationen von gelöstem Anatoxin-a wurden parallel zu allen Untersuchungen auf partikuläres Anatoxin-a bestimmt. Von 21 Untersuchungsterminen im Langen See und 17 im Melangsee, wurde jeweils nur an einem Termin gelöstes Anatoxin-a nachgewiesen. Die Werte für gelöstes Anatoxin-a sind daher nicht separat dargestellt. Der einzige Nachweis von gelöstem Anatoxin-a im Langen See mit einer Konzentration von $0,43 \mu\text{g L}^{-1}$ fällt zusammen mit der höchsten Konzentration für partikuläres Anatoxin-a von $0,36 \mu\text{g L}^{-1}$ im Juni 1996. Auch im Melangsee fällt der einzige Nachweis für gelöstes Anatoxin-a mit einer Konzentration von $0,50 \mu\text{g L}^{-1}$ zusammen mit der höchsten Konzentration von partikulärem Anatoxin-a von $0,07 \mu\text{g L}^{-1}$ im Juni 1996.

Die Konzentrationen von partikulärem Anatoxin-a scheinen hier ausschließlich auf *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. zurückzuführen zu sein. Da das Vorkommen von Anatoxin-a hier beschränkt ist auf Phasen, in denen das Biovolumen von *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. Werte größer $1 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ beträgt. Zudem fällt der größere Peak der Anatoxin-a-Konzentrationen im Langen See zusammen mit dem Peak des Biovolumens dieser beiden Gattungen.

Im Vergleich zu den Konzentrationen von Microcystin sind die von Anatoxin-a um einen Faktor von 10^4 niedriger. Die niedrigen Konzentrationen sind wahrscheinlich auf die geringen Biovolumina von *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. zurückzuführen. Zudem bilden nicht alle Species dieser Gattungen Anatoxin-a. Generell scheint Anatoxin-a in weitaus niedrigeren Konzentrationen aufzutreten als Microcystin und im Vergleich zu diesem weniger verbreitet zu sein. In dem Screening auf Cyanobakterien-Toxine, das 1995/96 in deutschen Gewässern durchgeführt wurde, konnte nur in 10 von 45 untersuchten Gewässern Anatoxin-a nachgewie-

sen werden, wobei die Konzentrationen im Bereich der des Langen See und des Melangsee lagen (Bumke-Vogt 1997).

Anatoxin-a-Konzentrationen in der Größenordnung, wie sie im Langen See und im Melangsee auftraten, stellen kein Gefährdungspotential für den Menschen dar. Bei gleichzeitiger Anwesenheit von Microcystinen beträgt die LD₅₀ (bei intranasaler Applikation) für Anatoxin-a bei Säugern 500 µg kg⁻¹ (Fitzgeorge *et al.* 1994). Die maximale Gesamtkonzentration von partikulärem und gelöstem Anatoxin-a betrug 0,79 µg L⁻¹, dies entspricht 0,16 % der LD₅₀. Oder, um es bildlich auszudrücken, ein Mensch mit einem Körpergewicht von 70 kg müßte die nicht zu unterschätzende Menge von 44304 L Wasser durch die Nase aufnehmen ! Im Gegensatz zu *P. agardhii*, auf die hier in erster Linie die Microcystine zurückgeführt werden konnten, werden für *Anabaena* spp. häufig Aufräumungen beobachtet, die durch den Wind in Uferbereiche getrieben werden, wo sie dann in konzentrierter Form vorliegen. 1997 wurde im Langen See eine solche Aufräumung von *Anabaena* spp., die in den Bereich der Badestelle getrieben wurde, beobachtet und auf Anatoxin-a untersucht. Dabei wurden Konzentration von 6,4 µg L⁻¹ partikulärem und 6,7 µg L⁻¹ gelöstem Anatoxin-a ermittelt. Diese Konzentrationen sind deutlich höher im Vergleich zu den Konzentrationen, die aus den routinemäßig genommenen Wasserproben bestimmt wurden. Sie liegen aber mit einer Gesamtkonzentration von 13,1 µg L⁻¹ immer noch weit unter den Konzentrationen, die für den Menschen ein Gefährdungspotential darstellen.

3.3 Einfluß von Durchmischung mit Sedimentresuspension auf die Phytoplanktodynamik. Ein Enclosure-Experiment.

3.3.1 Einleitung

In den vorangegangenen Kapiteln wurde als mögliche Ursache für die Dominanz von entweder *P. agardhii* oder *Limnithrix* spp. in polymiktischen Flachseen Unterschiede im Durchmischungsregime zwischen den Gewässern diskutiert. Windbedingte Durchmischungsereignisse sind aufgrund morphometrischer und topographischer Gegebenheiten in den „Planktothrix-Seen“ häufiger zu erwarten als in den „Limnithrix-Seen“. Im Zusammenhang mit den Phosphor-Konzentrationen wurde postuliert, daß die Entwicklung von *P. agardhii* durch Phosphorpulse bei Durchmischung mit Sedimentresuspension gegenüber *Limnithrix* spp. begünstigt wird.

Auf der Grundlage von 14-tägig durchgeführten Gewässeruntersuchungen konnte jedoch für polymiktische Flachseen weder das Durchmischungsregime befriedigend dokumentiert werden, noch die daraus resultierende Dynamik und Dimension der Steuerfaktoren des Phytoplanktons ausreichend ermittelt werden. Zur Klärung des Zusammenhangs zwischen Polymixis und Phytoplanktodynamik bedarf es einer höheren zeitlichen Auflösung der Durchmischungsbedingungen und ihrer Intensitäten sowie den jeweils resultierenden Ausprägungen der Steuerfaktoren des Phytoplanktons. Bei der Betrachtung von Polymixis sind zwei Skalen von Bedeutung: Zum einen die Intensität, die von völliger Stagnation der Wassersäule bis zu völliger Durchmischung mit Sedimentresuspension reicht. Zum anderen die Frequenz und Dauer, mit der ein bestimmtes Mixisereignis auftritt. In Abhängigkeit von der Intensität und Frequenz der Durchmischung wird die Phytoplanktonverteilung ebenso beeinflußt wie Steuerfaktoren der Phytoplanktodynamik. Von diesen sind in erster Linie das Nährstoff-, Licht- und CO₂-Angebot sowie der pH-Wert betroffen. Im Gegensatz zu den Skalen der Durchmischung sind die Dimensionen, innerhalb derer Veränderungen der Steuerfaktoren stattfinden, schwer abzuschätzen.

Zur Klärung des Musters in der Dominanz von *Limnithrix* spp. bei „seltener Durchmischung“ und *P. agardhii* bei „häufiger Durchmischung“ wurde daher die Steuerung der Phytoplanktodynamik in dem durch *P. agardhii* dominierten Langen See für zwei definierte extreme Situationen auf der oben beschriebenen Mixisskala untersucht, die in einem Enclosure-Experiment simuliert wurden: Ununterbrochene Stagnation der Wassersäule und Mixis mit Sedimentresuspension als einmalige Pulse im Abstand von 2 Tagen. Relevante Unterschiede sind hierbei in erster Linie für die Dynamik der Nährstoffkonzentrationen zu erwarten, die sich auf die Phytoplanktonentwicklung auswirken. Mit dem Experiment sollen daher die folgenden Hypothesen getestet werden:

Hypothesen

- Durch regelmäßige Mixisereignisse mit Sedimentresuspension wird ein höherer Eintrag von Nährstoffen verursacht als bei andauernder Stagnation der Wassersäule und die Entwicklung von *P. agardhii* wird gegenüber der von *Limnithrix* spp. begünstigt.
- Bei andauernder Stagnation der Wassersäule ist der Nährstoffeintrag aus dem Sediment kleiner als bei regelmäßiger Durchmischung und die Entwicklung von *Limnithrix* spp. wird gegenüber der von *P. agardhii* begünstigt.

Als Kontrolle für den Eintrag von Nährstoffen aus dem Sediment wurde in dem Enclosure-Experiment eine Situation mit Sedimentausschluß bei stagnanter Wassersäule simuliert. Hierbei sind Veränderungen in den Gesamtnährstoff-Konzentrationen nur dann zu erwarten, wenn ein Eintrag aus der Atmosphäre stattfindet oder Verluste durch Sedimentation auftreten.

Zur Prüfung der Übertragbarkeit der Ergebnisse wurde das Untersuchungsgewässer, der Lange See, als weitere Kontrolle parallel untersucht. Unter der Voraussetzung, daß im See einerseits nicht über die gesamte Versuchszeit Stagnation des Wasserkörpers herrscht und andererseits die Frequenz und Intensität der Mixisereignisse geringer sind als die im Experiment simulierte, ist damit zu rechnen, daß die Gesamtnährstoff-Konzentrationen zwischen denen der beiden Enclosure-Typen mit Sedimentkontakt liegen. Niedrigere bzw. höhere Konzentrationen müssen auf den externen Einfluß durch Zuflüsse zurückgeführt werden.

Das Experiment besteht aus vier Versuchskompartimenten (drei Enclosure-Typen und dem Langen See) mit jeweils 3 Parallelen. Ein solcher Versuchsaufbau stellt einerseits den maximalen Umfang dar, der *in situ* zu bewältigen ist, andererseits ist die Aussagekraft bei einem solchen Stichprobenumfang aus statistischer Sicht problematisch. Hinzu kommt, daß im Gegensatz zu Laborexperimenten bei Freilandexperimenten *per se* mit einer großen Varianz der Ergebnisse zu rechnen ist. Bei der Darstellung der Ergebnisse wird der Trend, der sich in den einzelnen Versuchskompartimenten abzeichnet, über den Mittelwert aus den drei Parallelen präsentiert und die Gesamtstreuung der Ergebnisse in Form der Minimal- und Maximalwerte.

3.3.2 Die Nährstoffbedingungen

3.3.2.1 Dynamik der Nährstoffkonzentrationen über die gesamte Versuchszeit

Die Freisetzungs- bzw. Verlustraten für TP (Gesamtposphor, Abb. 9) sowie der zeitliche Verlauf der TP-Konzentrationen (Abb. 10) zeigen deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchskompartimenten, die ab dem 4. bzw. 8. Versuchstag auftreten. In den Enclosures ohne Sediment bleibt die TP-Konzentration nach einem leichten Abfall nach Versuchsbeginn im weiteren Verlauf unverändert. In den 3 anderen Versuchskompartimenten wurde ein unterschiedlich hoher Anstieg der TP-Konzentrationen beobachtet. Ab dem 8. Ver-

suchstag ergab sich für die TP-Konzentrationen in den verschiedenen Versuchskompartimenten folgende Reihenfolge:

TP-Konzentrationen: $E_{\text{stag. ohne Sed.}} < \text{See} < E_{\text{stag. mit Sed.}} < E_{\text{mix}}$

(E_{mix} = Enclosure durchmischt, $E_{\text{stag. mit Sed.}}$ = Enclosure stagnant mit Sediment, $E_{\text{stag. ohne Sed.}}$ = Enclosure stagnant ohne Sediment)

Die eingangs formulierte Hypothese - „durch regelmäßige Mixisereignisse mit Sedimentresuspension wird ein höherer Eintrag von Nährstoffen verursacht als bei andauernder Stagnation der Wassersäule“ - kann daher für Gesamtphosphor angenommen werden.

Die Freisetzungsraten für TN (Gesamtstickstoff, Abb. 9) zeigen keine Unterschiede zwischen den stagnanten Enclosures mit und ohne Sediment sowie dem See. Gegenüber diesen Versuchskompartimenten ist die Freisetzungsrates in dem durchmischten Enclosure jedoch deutlich erhöht.

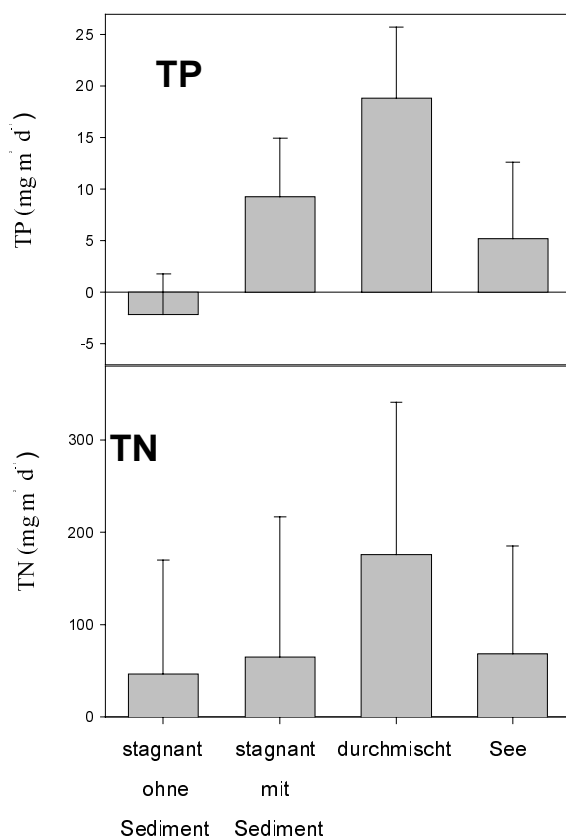


Abbildung 9: Mittlere Freisetzungs- bzw. Verlust-raten für Gesamtphosphor (TP) und Gesamtstickstoff (TN) in den Enclosures und dem Langen See (Fehlerbalken = Standardabweichung, N = 15)

Die TN-Konzentrationen nehmen in allen Versuchskompartimenten über die Zeit zu (Abb. 10). Der Anstieg der Konzentrationen ist in den stagnanten Enclosures mit und ohne Sediment gleich groß. Das unterschiedliche Niveau der Konzentrationen in diesen Enclosures ist auf einen einmaligen Abfall der TN-Konzentration nach Versuchsbeginn zurückzuführen und auf die ungleichen Ausgangskonzentrationen. Zu Versuchsbeginn waren die Konzentrationen in den stagnanten Enclosures mit Sediment gegenüber allen anderen erhöht. Einen deutlich steileren Anstieg wiesen die TN-Konzentrationen in den durchmischten Enclosures auf, was ab dem 16. Versuchstag in höheren Konzentrationen gegenüber allen anderen Versuchskompartimenten resultiert. Die eingangs formulierte Hypothese kann daher auch für Gesamtstickstoff angenommen werden.

Als Kontrolle für den Nährstoffeintrag aus dem Sediment dienten die Enclosures ohne Sediment. Der Verlust an Gesamtnährstoff-

fen in diesen Enclosures zu Versuchsbeginn kann auf Sedimentation von Detritus zurückgeführt werden. Der Anstieg der TN-Konzentrationen in diesen Enclosures zeigt, daß neben dem Sediment eine weitere Stickstoffquelle vorhanden ist. Dabei sind zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen: Eintrag aus der Atmosphäre bei Niederschlägen und Fixierung von elementarem Stickstoff durch Cyanobakterien (Nostocales). Ersteres kann ausgeschlossen werden, da relevante Niederschläge nur einmal kurz vor Versuchsende auftraten (Abb. 14). Die Zunahme der TN-Konzentrationen kann daher als Indiz für die Fixierung von elementarem Stickstoff durch Cyanobakterien (Nostocales) gewertet werden. Die N-Fixierung würde demnach im Mittel $46 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Abb. 9) betragen, was sehr hoch ist im Vergleich zu Ergebnissen von Dudel & Kohl (1991), die mittlere Werte von $2\text{-}6 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und Spitzenwerte von $30\text{-}40 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ bei Massenentwicklungen von *Aphanizomenon flos-aquae* in einem vergleichbaren Flachsee, dem Großen Müggelsee, fanden. Unter der Annahme, daß die N-Fixierung in den beiden Enclosure-Typen mit Sediment gleich groß war wie die in dem Enclosure-Typ ohne Sediment, würde der relative Anteil der N-Fixierung am Gesamtstickstoffbudget 26% in den durchmischten Enclosures und 70 % in den stagnanten Enclosures betragen. Auch dies ist sehr hoch im Vergleich zu anderen eutrophen Gewässern, für die relative Anteile der N-Fixierung von weniger als 10 % beschrieben werden (Dudel & Kohl 1991, Horne & Fogg 1970, Riddolls 1975). Lediglich für weniger eutrophe Gewässer werden hohe Werte von 40% (Horne & Goldman 1972), 80 % (Granhall & Lundgren 1971) und über 90% (Horne & Galat 1985) beschrieben. Der hohe Anteil der N-Fixierung am Gesamtstickstoffbudget von 70% in den stagnanten Enclosures mit Sediment würde gleichzeitig bedeuten, daß unter stagnanten Bedingungen kein relevanter Eintrag von Stickstoff aus dem Sediment stattfindet, sondern erst durch Resuspension von Sediment. Da jedoch die N-Fixierung abnimmt bei Zunahme der gelösten anorganische Stickstoffkonzentrationen (Kohl *et al.* 1982), die in den Enclosure-Typen mit Sediment teilweise höher waren als in den Enclosures ohne Sediment, sind die relativen Anteile der N-Fixierung in den Enclosure-Typen mit Sediment wahrscheinlich überschätzt. Hierauf wird in Kapitel 3.3.5.3 im Zusammenhang mit dem Biovolumen und der Heterocystenfrequenz der N-Fixierer genauer eingegangen.

Für den Langen See wurden Gesamtnährstoff-Konzentrationen erwartet, die zwischen denen der durchmischten Enclosures und denen der stagnanten Enclosures mit Sediment liegen. Die TN-Konzentrationen im See zeigen Schwankungen auf, liegen jedoch in der Größenordnung der Konzentrationen, die in den beiden Enclosure-Typen ermittelt wurden, mit Ausnahme des letzten Untersuchungstermins. Dagegen sind die TP-Konzentrationen im See deutlich niedriger im Vergleich zu denen der stagnanten Enclosures mit Sediment. Die mittlere Freisetzungsrate für Phosphor von $5,2 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ wurde hier unter Vernachlässigung der externen Einträge aus den Konzentrationsänderungen berechnet. Dieser Wert stimmt erstaunlich gut überein mit den von Deneke *et al.* (1998) anhand der TP-Konzentrationen im Sediment und im Freiwasser des Langen Sees ermittelten Freisetzungsraten von $4,6\text{-}8,2 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Die weitaus höheren Freisetzungsraten von $9,8 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in dem stagnanten Enclosures mit

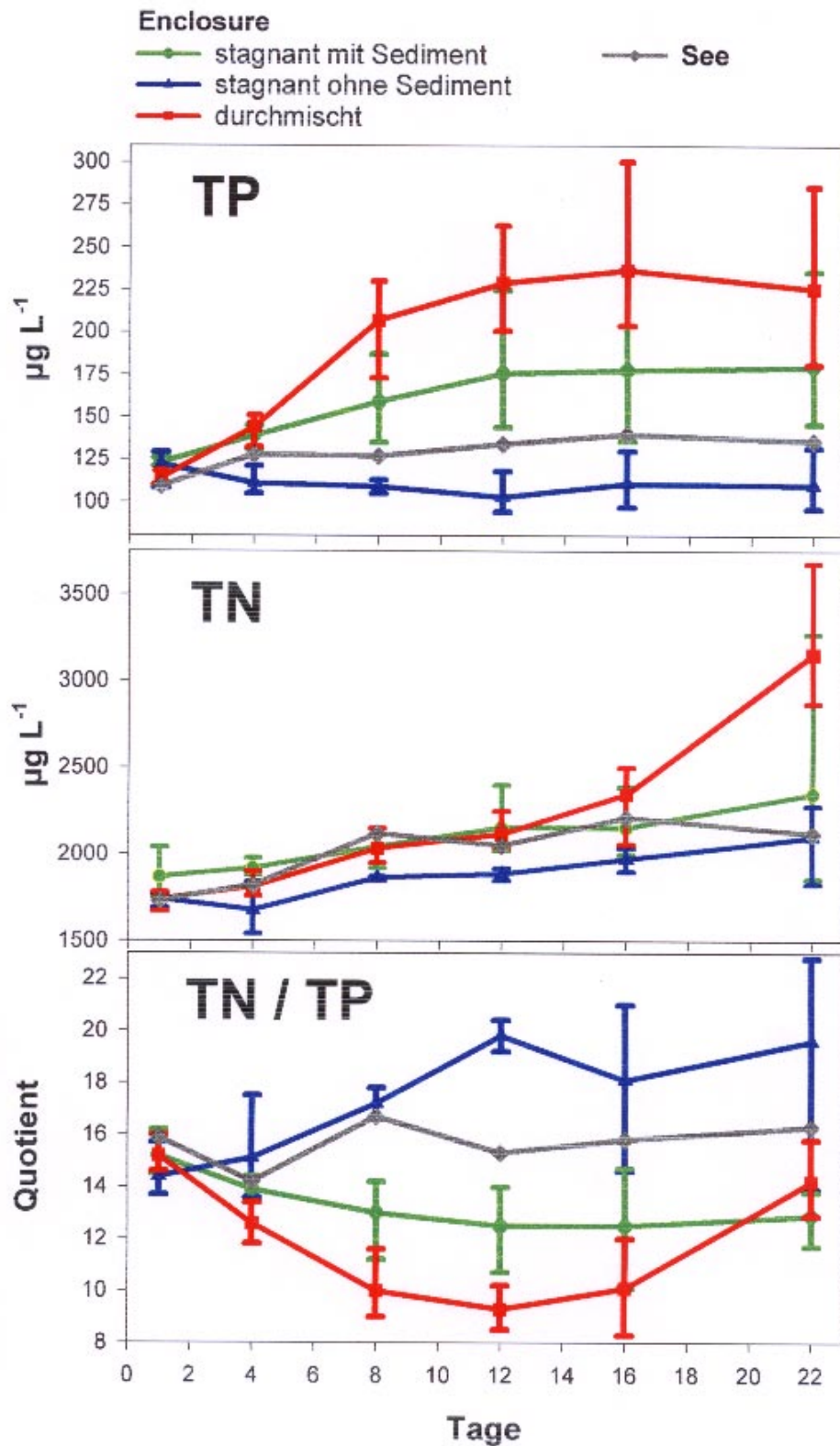


Abbildung 10: Zeitlicher Verlauf der mittleren Konzentrationen von Gesamtphosphor (TP), Gesamtstickstoff (TN) und dem Verhältnis von Gesamtstickstoff zu Gesamtphosphor in den Enclosures und dem Langen See (Fehlerbalken = Minimal und Maximalwerte, N = 3).

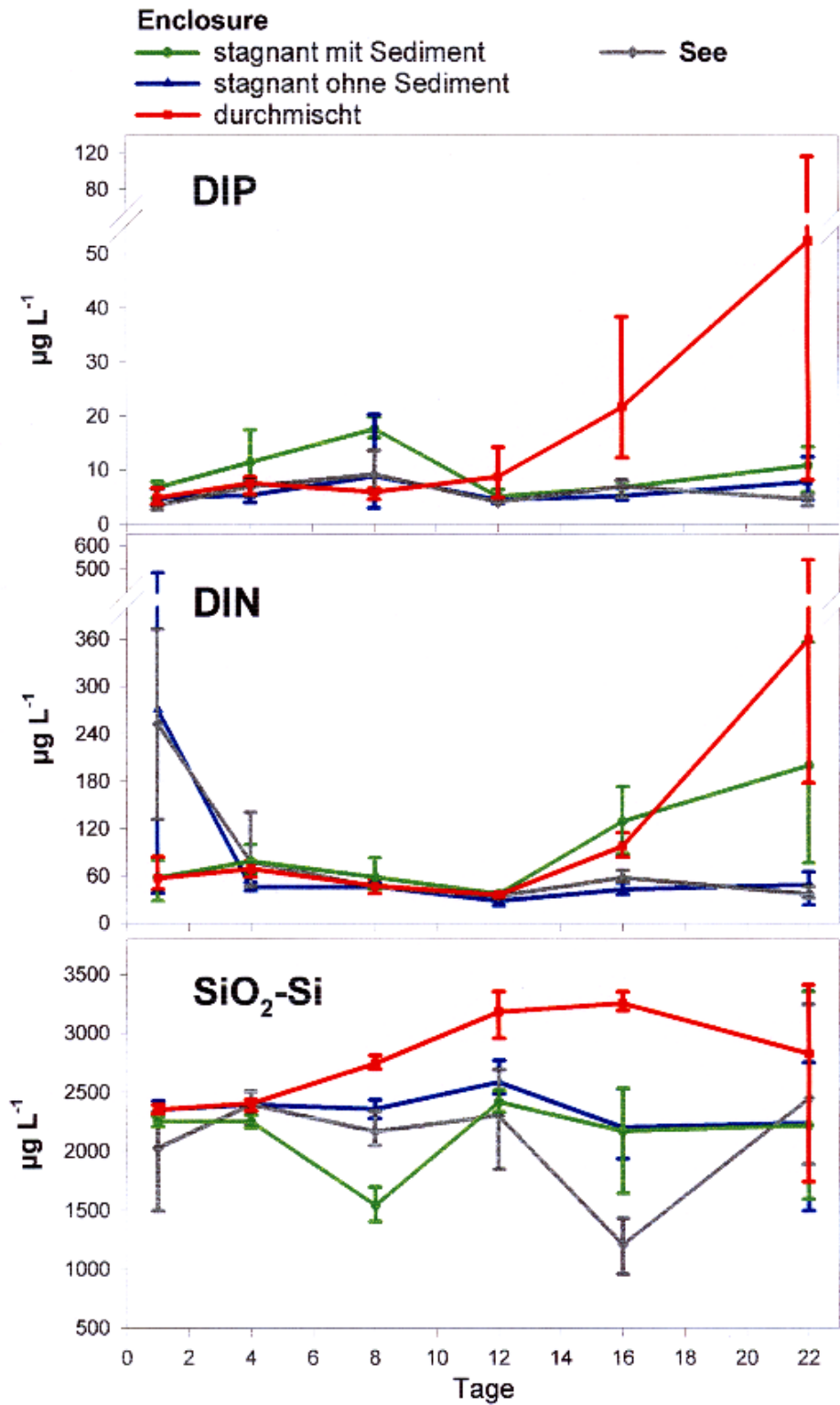


Abbildung 11: Zeitlicher Verlauf der mittleren Konzentrationen von gelöstem anorganischem Phosphor (DIP), Stickstoff (DIN) und Silizium (SiO₂-Si) in den Enclosures und dem Langen See (Fehlerbalken = Minimal und Maximalwerte, N = 3).

Sediment und $18,8 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in den durchmischten Enclosures, in denen externe Einflüsse ausgeschlossen werden können, zeigen jedoch, daß die Freisetzungsraten für den Langer See selbst weit unterschätzt sind. Für diese Unterschätzung kann zum Teil ein Verdünnungseffekt durch den Eintrag von nährstoffärmeren Wasser aus dem Wolziger See verantwortlich sein. Für den Wolziger See wurden im Untersuchungszeitraum mittlere Konzentrationen für TP von $75 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ und für TN von $620 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ bestimmt. Diese Werte liegen beide deutlich unter denen des Langer Sees. Hieraus läßt sich einerseits schlußfolgern, daß eine Verdünnung des Wassers im Langer See stattfindet. Andererseits müßte sich der Verdünnungseffekt sowohl auf TP- als auch auf TN-Konzentrationen auswirken, dies ist jedoch nicht der Fall. Eine gänzlich befriedigende Erklärung für die vergleichsweise niedrigen TP-Konzentrationen im Langer See kann hier nicht gegeben werden.

Ein Vergleich des zeitlichen Verlaufs der Gesamtphosphor- und Stickstoff-Konzentrationen zeigt, daß der Eintrag der beiden Nährstoffe nicht proportional verläuft. Während der Verlauf von Gesamtstickstoff einen kontinuierlichen Anstieg in allen Versuchskompartimenten aufzeigt, gleicht der Verlauf der Gesamtphosphor-Konzentrationen in den beiden Enclosure-Typen mit Sediment einer Sättigungskurve und für den See und den Enclosure-Typ ohne Sediment ist keine Zunahme der Konzentrationen zu verzeichnen. Daraus resultieren deutliche Unterschiede im Verhältnis von Stickstoff zu Phosphor, das in der folgenden Reihenfolge zunimmt: Enclosure durchmischt, stagnant mit Sediment, See, Enclosure stagnant ohne Sediment (Abb. 10).

Der hier nachgewiesene erhöhte Phosphoreintrag bei regelmäßiger Durchmischung mit Sedimentresuspension steht in Einklang mit Untersuchungen an zahlreichen anderen Flachseen. Natürlicherweise auftretende Sedimentresuspension konnte dort in erster Linie auf windbedingte Durchmischung zurückgeführt werden (Carper & Bachmann 1984, Kristensen *et al.* 1992, Aaldernik *et al.* 1984, Blom *et al.* 1994). Dabei wurden Erhöhungen der Phosphorkonzentrationen um das Doppelte (De Groot 1981, Osgood 1988, Kristensen *et al.* 1992) bis zu einem Vielfachen (Sondergaard *et al.* 1992) nachgewiesen. Erhöhte Phosphoreinträge wurden auch nach Sedimentresuspension ermittelt, die durch Motorboote (Yousef *et al.* 1980) oder durch benthivore Fische (Havens 1991, Cline *et al.* 1994) hervorgerufen wurden. Im Gegensatz zu dem gut untersuchten Phosphoreintrag bei Sedimentresuspension liegen über den Stickstoffeintrag bei solchen Ereignissen keine Vergleichsdaten vor.

Der Verlauf der gelösten anorganischen Nährstoffe, Stickstoff (DIN), Phosphor (DIP) und Silizium, ist in Abbildung 11 dargestellt. Die gelöste anorganische Stickstofffraktion setzt sich fast ausschließlich aus Ammonium ($\text{NH}_4\text{-N}$) zusammen. Die Konzentrationen von Nitrid ($\text{NO}_2\text{-N}$) und Nitrat ($\text{NO}_3\text{-N}$) liegen über die gesamte Versuchszeit im Bereich der Nachweisgrenze und werden daher nicht separat dargestellt. Während der ersten Versuchshälfte liegen sowohl die mittleren Konzentrationen für DIN mit $50 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ als auch für DIP mit $6 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ auf einem sehr niedrigem Niveau. Solche niedrigen DIN- und DIP-Konzentrationen sind charakteristisch für das sommerliche Bild eutropher Flachseen, in denen die verfügbaren Nährstoffe

sofort durch das Phyto- und Bakterioplankton aufgenommen werden, was bereits anhand der Jahresgänge in Kapitel 3.2.2.1 gezeigt wurde. Ausnahmen bilden die zum Teil hohen DIN-Konzentrationen im See und in zwei Enclosures zu Versuchsbeginn und die anfängliche leichte Steigung der DIP-Konzentrationen in den stagnanten Enclosures mit Sediment. Die erhöhte DIN-Konzentration zu Versuchsbeginn läßt sich nur über eine Beeinflussung beim Aufbau der Enclosure erklären, bei dem Aufwirbelung von Sediment nicht ganz zu vermeiden war. An den letzten beiden Untersuchungsterminen ist in den durchmischten Enclosures ein steiler Anstieg der DIN- und DIP-Konzentrationen zu verzeichnen und in den stagnanten Enclosures mit Sediment eine starker Anstieg der DIN-Konzentrationen. In allen anderen Versuchskompartimenten blieben die DIN- und DIP-Konzentrationen auf dem niedrigen Anfangsniveau. Der gemessene Anstieg der DIN- und DIP-Konzentrationen kann als Indiz dafür gewertet werden, daß zu diesen Zeitpunkten die gelösten anorganischen Fraktionen von Phosphor und Stickstoff im Überfluß vorhanden waren und vom Phytoplankton nicht mehr aufgenommen wurden.

Die Silizium-Konzentrationen liegen bereits zu Versuchsbeginn mit durchschnittlich $2300 \mu\text{g L}^{-1}$ auf einem hohen Niveau. In den durchmischten Enclosures ist eine Zunahme der Silizium-Konzentration über die Versuchszeit bis auf $3200 \mu\text{g L}^{-1}$ zu verzeichnen, die analog zu der TP-Konzentration einer Sättigungskurve gleicht. Ab dem 8. Versuchstag sind die Konzentrationen in diesem Versuchskompartiment deutlich erhöht im Vergleich zu den anderen Versuchskompartimenten. In diesen bleiben die Silizium-Konzentrationen unverändert, mit Ausnahme je einer einmaligen deutlichen Abnahme der Konzentrationen im See und in den stagnanten Enclosures mit Sediment.

3.3.2.2 Vertikale Nährstoffgradienten und Nährstoffpulse durch Mixis

Die vertikale Verteilung der gelösten anorganischen Nährstoffe - Stickstoff, Phosphor und Silizium - wurde 7 Tage nach Versuchsbeginn ermittelt (Abb. 12). In den durchmischten Enclosures fanden bis zu diesem Zeitpunkt bereits 3 Mixisereignisse statt; die Messung wurde unmittelbar vor dem 4. Mixisereignis durchgeführt. Bis zu einer Tiefe von 2,2 m zeigen die DIP- und DIN-Konzentrationen weder ausgeprägte Gradienten, noch treten deutliche Unterschiede zwischen den Enclosure-Typen auf. Das Fehlen von Gradienten und das niedrige Niveau der DIP- und DIN-Konzentrationen (mit durchschnittlich $5 \mu\text{g L}^{-1}$ bzw. $57 \mu\text{g L}^{-1}$) deuten darauf hin, daß bis zu dieser Tiefe alle verfügbaren Nährstoffe durch das Phyto- bzw. Bakterienplankton aufgenommen werden. Bei einer Tiefe von 2,8 m sind die DIP- und DIN-Konzentrationen in den Enclosures mit Sediment sprunghaft erhöht, was auf die Freisetzung der Nährstoffe aus dem Sediment zurückzuführen ist. In dem Enclosure ohne Sediment ist dagegen wie erwartet kein Anstieg dieser Nährstoffe zu verzeichnen. Der Anstieg der DIP-Konzentration von 5 auf $22 \mu\text{g L}^{-1}$ ist in dem durchmischten und dem stagnanten Enclosure mit Sediment gleich groß. Dabei ist die Differenz der DIP-Konzentrationen zwischen der obe-

ren Wassersäule und der Wasserschicht über dem Sediment im Vergleich zu Untersuchungen von Behrendt *et al.* (1993), die Unterschiede bis zu $1000 \mu\text{g L}^{-1}$ in Phasen von Stagnation eines Flachsees (Großer Müggelsee) fanden, verhältnismäßig gering. Die DIN-Konzentration ist mit $1146 \mu\text{g L}^{-1}$ in dem stagnanten Enclosure mit Sediment deutlich höher als in dem durchmischten Enclosure mit $276 \mu\text{g L}^{-1}$. Dies kann als Hinweis darauf gewertet werden, daß infolge der bereits dreimaligen Resuspension der oberen Sedimentschicht die DIN-Freisetzung verringert ist im Vergleich zu dem ungestörten Sediment in dem stagnanten Enclosure. Aufgrund der einmaligen Messung soll dieses Ergebnis jedoch nicht überinterpretiert werden. Die Silizium-Konzentrationen sind in allen Enclosures mit 1000 bis $3000 \mu\text{g L}^{-1}$ sehr hoch. Generell ist dies auf den geringen Anteil von Phytoplanktern, wie Diatomeen (siehe Kapitel 3.3.5), zurückzuführen, die Silizium als Nährstoff benötigen. Die deutlich erhöhte Silizium-Konzentration in dem durchmischten Enclosure, die keinen Gradienten aufweist, ist auf den bis zu diesem Zeitpunkt erhöhten Eintrag von Silizium zu werten und zeigt, daß dieser Nährstoff hier absolut im Überfluß vorhanden ist. Die niedrigeren Konzentrationen in dem stagnanten Enclosure zeigen eine leichte Zunahme mit der Tiefe. Erstaunlich ist, daß die Silizium-Konzentrationen in dem stagnanten Enclosure ohne Sediment höher sind als in dem mit Sediment, wofür hier keine plausible Erklärung gefunden werden kann.

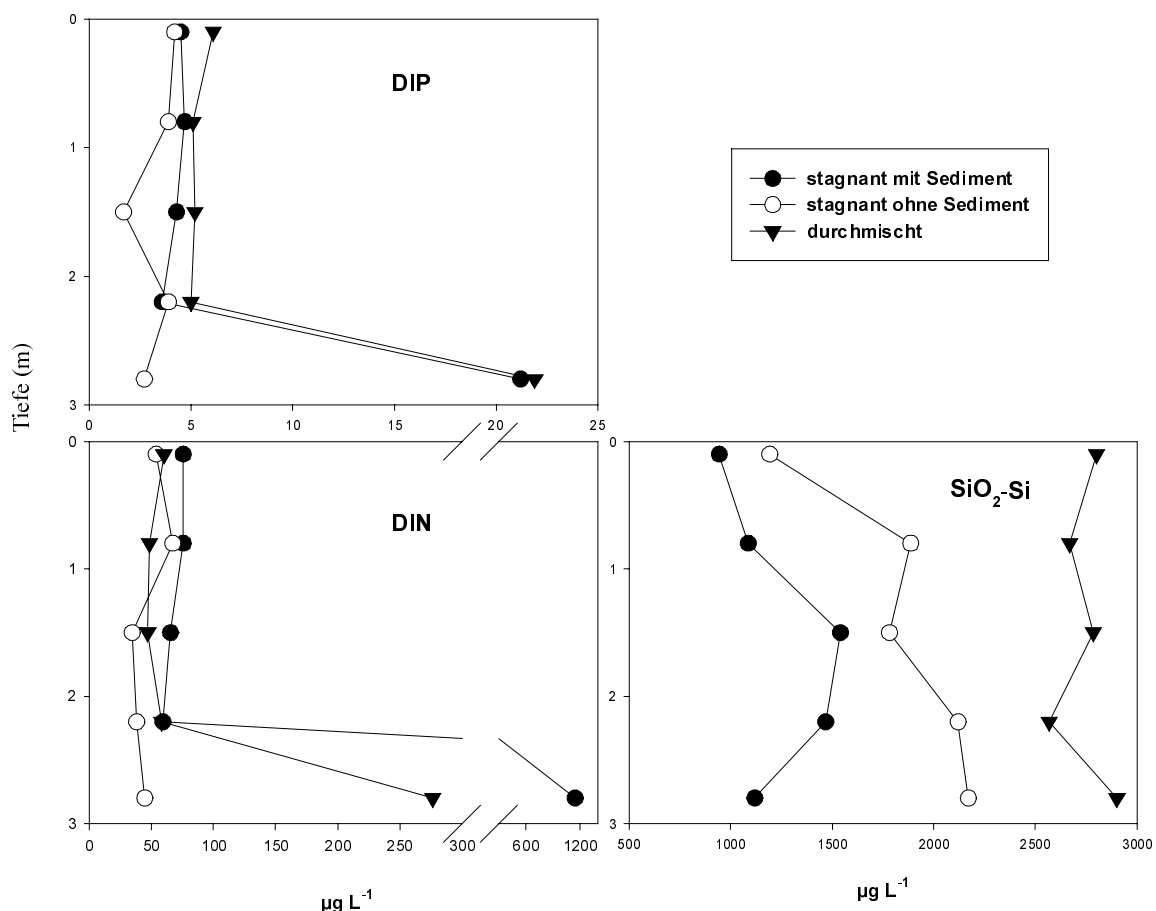


Abbildung 12: Vertikal Profile der gelösten anorganischen Nährstoffe (DIP, DIN, SiO₂-Si) für je eine Parallele der verschiedenen Enclosurtypen am 18.08.97, 7 Tage nach Versuchsstart.

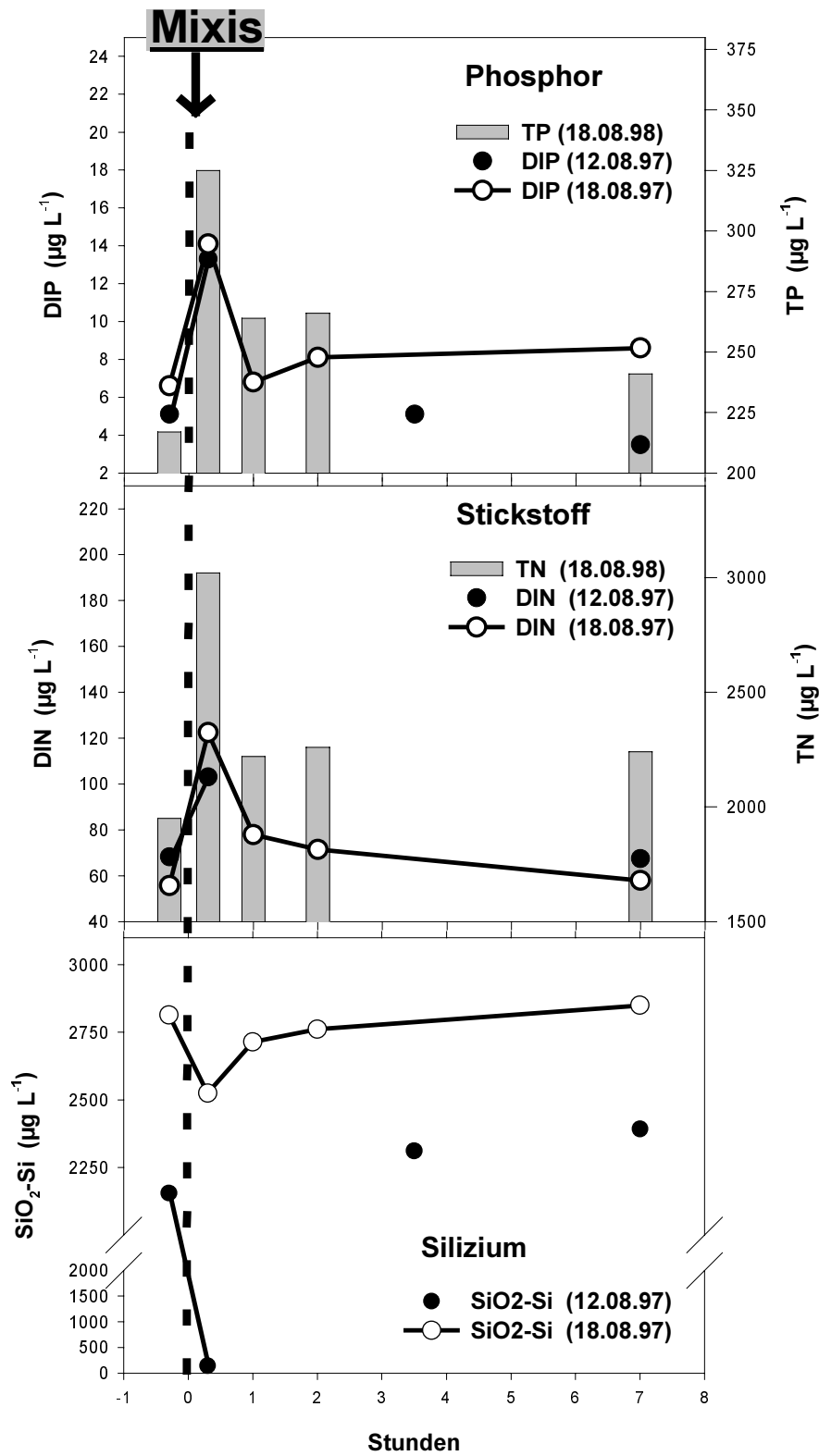
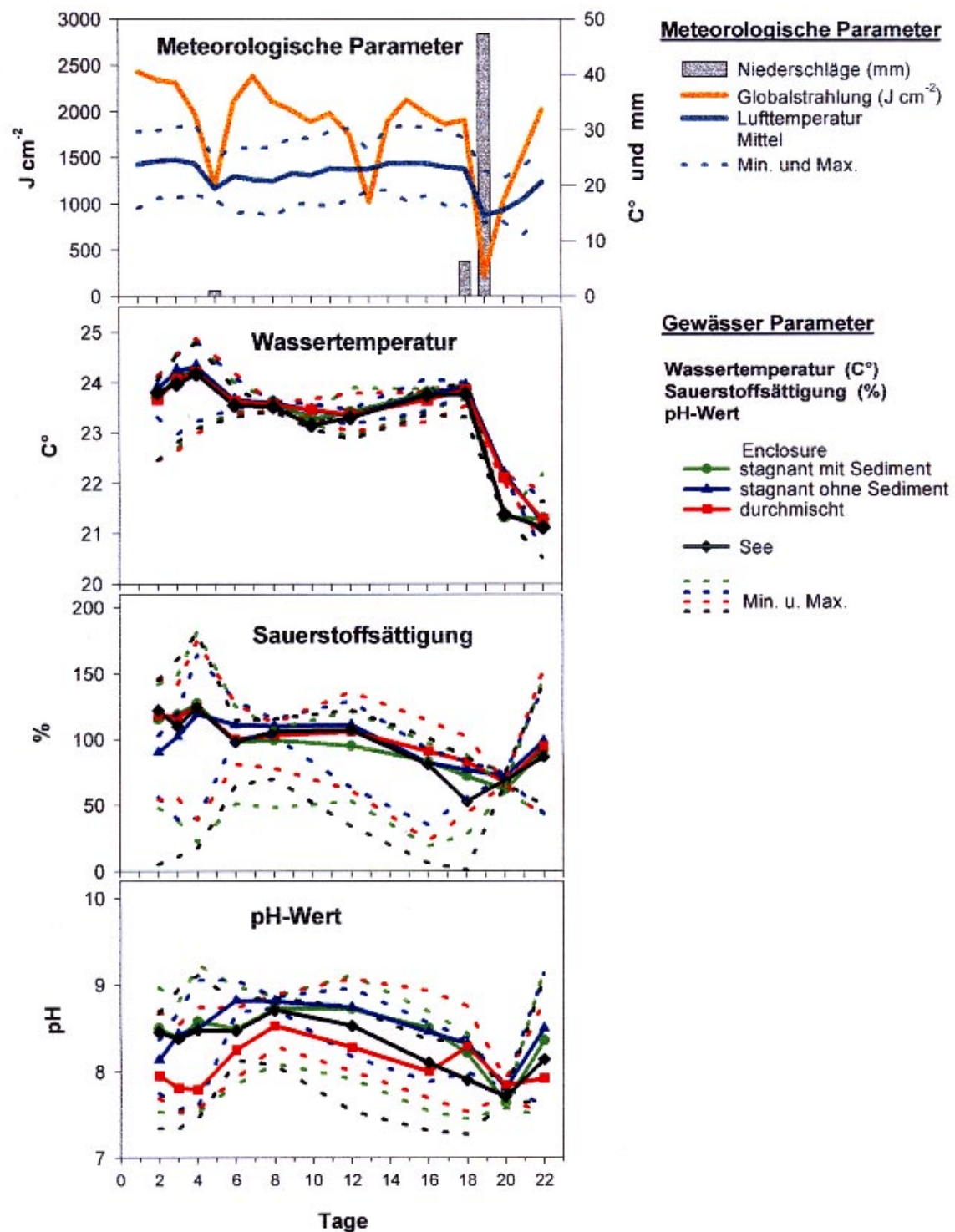


Abbildung 13: Nährstoffpulse, die durch die künstliche Durchmischung erzeugt wurden.

Durch das Durchmischen der Enclosure wurde nährstoffreicheres Tiefen- und Interstitialwasser sowie Sedimentpartikel in die Wassersäule eingetragen. Die so erzeugten Nährstoffpulse wurden in feinskaligen Zeitreihen am 2. und 8. Versuchstag quantifiziert (Abb. 13). Die Amplitude der Nährstoffpulse, die direkt nach dem Durchmischen gemessen wurde, zeigt für die gelösten anorganische Phosphor- und Stickstofffraktion einen Anstieg um den Faktor 2,4 bzw. 1,8 und für TP und TN um den Faktor 1,5. Dies entspricht einer Freisetzung von 24 mg m⁻² DIP, 192 mg m⁻² DIN, 324 mg m⁻² TP und 3211 mg m⁻² TN. Die hier ermittelte Freisetzung für DIP ist im Vergleich zu der von Sondergaard *et al.* (1992) ermittelten von 150 mg m⁻² DIP vergleichsweise niedrig. Differenzen zu Ergebnissen aus anderen Untersuchungen sind letztlich auch zurückzuführen auf Unterschiede in den jeweiligen Sedimenteigenschaften sowie auf die Dauer und Intensität der Durchmischung. Der größte Rückgang der Nährstoffkonzentrationen findet innerhalb der ersten Stunde statt. Die gelösten anorganischen Fraktionen gehen während der Beobachtungszeit wieder auf das Ausgangsniveau zurück, während die Gesamtkonzentrationen um ca. 15% erhöht bleiben. Für diese schnelle Dynamik der Nährstoffe sind eine Reihe unterschiedlicher Prozesse von Bedeutung. Der rapide Rückgang der Gesamtnährstoff-Konzentrationen ist auf Sedimentation der resuspendierten Partikel zurückzuführen. Dies steht in Einklang mit Befunden von Gons *et al.* (1991), nach denen 90% der resuspendierten Partikel innerhalb der ersten 30 min nach Resuspension sedimentieren. Nach O'Melia & Bowman (1984) sind die hohen Sinkgeschwindigkeiten von mehreren Metern pro Stunde auf eine schnelle Koagulation der resuspendierten Partikel zurückzuführen. Die Abnahme der gelösten anorganischen Fraktionen kann zum einen zurückgeführt werden auf die Aufnahme durch das Phytoplankton zum anderen durch Adsorption an Detrituspartikel. Bei der Adsorption an Detrituspartikel ist die Sinkgeschwindigkeit der Partikel für den weiteren Verbleib der Nährstoffe von Bedeutung. Durch Adsorption an schnell sedimentierende Partikel werden die Nährstoffe dem System durch Sedimentation entzogen und sind nicht mehr für das Phytoplankton verfügbar. Adsorption an der feineren und nur langsam sedimentierenden Detritusfraktion kann als eine Art Nährstoffpuffer gesehen werden (Gons *et al.* 1991). Entsprechend dem Konzentrationsgefälle der jeweiligen Nährstoffe erfolgt ein schneller Austausch durch Adsorption und Freisetzung zwischen dieser Detritusfraktion und dem umgebenden Wasser (Sondergaard *et al.* 1992). Auf diese Weise bleibt ein Teil der eingetragenen Nährstoffe länger für das Phytoplankton verfügbar.

3.3.3 Meteorologische Bedingungen über die Versuchszeit sowie Dynamik der Wassertemperatur, der Sauerstoffsättigung, des pH-Wertes und der Chlorophyll *a*-Fluoreszenz

Der Verlauf der Wassertemperatur, der Sauerstoffsättigung und des pH-Wertes über die Versuchszeit ist vergleichend für die verschiedenen Versuchskompartimente in Abbildung 14 zusammen mit den meteorologischen Parametern dargestellt. Anhand dieser Meßergebnisse können keine deutlichen Unterschiede zwischen den Versuchskompartimenten bezüglich der



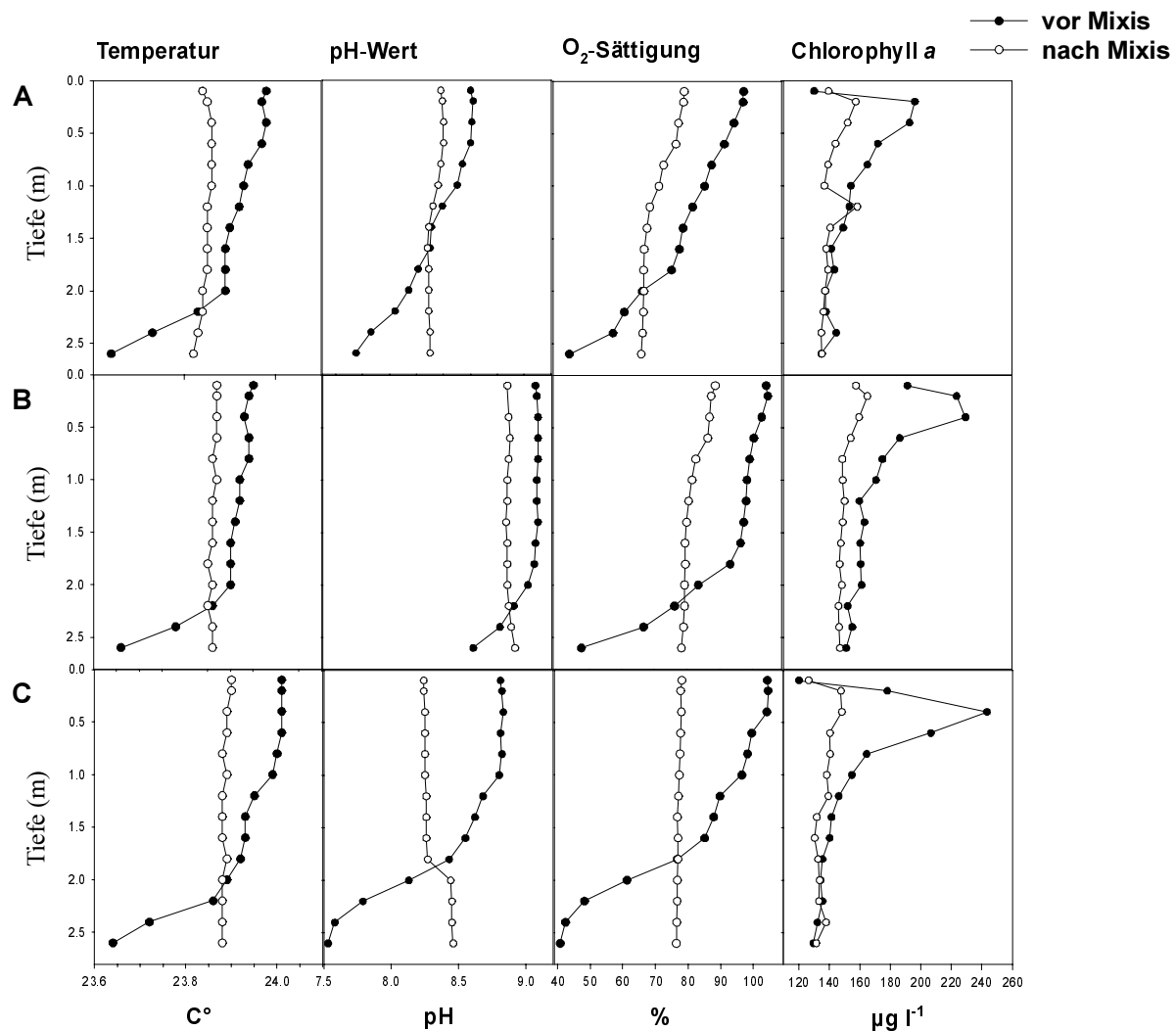


Abbildung 15: Vertikalprofile für Temperatur, pH-Wert, Sauerstoffsättigung und Chlorophyll a, in den 3 Parallelen (A,B,C) des durchmischten Enclosuretypes, vor und nach der Durchmischung

Wassertemperatur, der Sauerstoffsättigung und dem pH-Wert festgestellt werden. In Folge der anhaltenden Schönwetterperiode mit hoher Lufttemperatur und Sonneneinstrahlung betrugen die zwischen 8:00 und 10:00 h gemessenen Wassertemperaturen bereits 23°C bis 24°C. Die Sauerstoffsättigung weist eine große Spanne auf, die auf intensive Zehrungs- und Produktionsprozesse schließen lässt. Die pH-Werte liegen in einem Bereich von 8-9. Diese relativ konstanten Bedingungen werden unterbrochen durch einen Tag mit niedriger Globalstrahlung und Regenfällen am Ende der Versuchszeit. Dies wirkt sich innerhalb von 24 Stunden in einer Verminderung der mittleren Wassertemperatur um 3°C auf 21°C aus. Gleichzeitig liegt die Sauerstoffsättigung in einem engen Bereich zwischen 60% und 80%, was Ausdruck einer negativen Netto-Primärproduktion auf Grund der geringen Globalstrahlung ist und wiederum in einer deutlichen Verminderung des pH-Wertes zum Ausdruck kommt.

Hinsichtlich der vertikalen physikalischen und chemischen Bedingungen unterscheiden sich die 3 Parallelen des durchmischten Versuchskompartmentes nach der Durchmischung kurzfristig von den anderen. Die Durchmischung wurde im Anschluß an die Messung der oben präsentierten Vormittagswerte vorgenommen und führte zu einer Homogenität der Wassersäule. Exemplarisch ist dies für ein Durchmischungsereignis in Abbildung 15 dargestellt. Im Vergleich zu den anderen Versuchskompartmenten herrschten über dem Sediment aerobe Bedingungen, der pH-Wert und die Temperatur in der oberen produktiven Gewässerlamelle waren erniedrigt und die Einschichtung des Phytoplanktons wurde aufgehoben. Darüber hinaus kann davon ausgegangen werden, daß auch alle nicht gemessenen Ressourcen, wie Nährstoffe und CO₂, gleichmäßig verteilt wurden.

Nach der Durchmischung baut sich sehr schnell wieder eine Schichtung der Wassersäule auf. Dies wird anhand der zweimalig aufgenommenen Tagesgänge der physikalischen und chemischen Parameter sowie der Chlorophyll *a*-Fluoreszenz deutlich (Abb. 16). Bereits wenige Stunden nach der Durchmischung unterscheiden sich die vertikale Gradienten dieser Parameter nicht mehr deutlich von denen der anderen Versuchskompimente. Durch die Durchmischung erzeugte Veränderungen wie die vertikale Verteilung des Phytoplanktons, die Verminderung des pH-Wertes und der Temperatur in der oberen Gewässerlamelle sowie die aeroben Bedingungen über dem Sediment, haben daher keine nachhaltigen Folgen und sind deshalb im Vergleich zu den erzeugten Nährstoffpulsen, die im vorherigen Kapitel dargestellt wurden, von untergeordneter Bedeutung.

Die in Abbildung 16 dargestellte diurnale Rhythmik der physikalischen und chemischen Parameter veranschaulicht neben ihrer hohen Dynamik auch, welche Extreme sich im Tagesverlauf ausbilden können. Im Vergleich zu den Vormittagswerten steigen bis zum frühen Nachmittag die Wassertemperaturen um 2-3°C an und erreichen im extremen Werte zwischen 26°C – 27°C. Für die Sauerstoffsättigung wurden in der obersten Wasserschicht Maximalwerte von 200 % gemessen (Werte > 200 % konnten mit der hier verwendeten Sonde nicht gemessen werden) und 20-30 cm über dem Sediment Minimalwerte von 20-30%. Aufgrund der exponentiellen Abnahme der Sauerstoffsättigung in der unteren Wassersäule kann davon ausgegangen werden, daß in der Wasserschicht direkt über dem Sediment anaerobe Bedingungen herrschten. Sondenmessungen wurden in dieser Schicht nicht mehr durchgeführt, um Sedimentaufwirbelungen zu vermeiden. Für den pH-Wert wurden Extremwerte von 6,8 und 9,8 gemessen. Eine solch hohe Dynamik der physikalischen und chemischen Parameter mit Extremwerten in der gleichen Größenordnung wird auch für andere durch Cyanobakterien dominierte eutrophe Flachseen beschrieben (Ganf 1974, Patterson & Wilson 1995). Hieraus wird schließlich die Notwendigkeit deutlich, diese Parameter mittels Dauermeßstationen zu erfassen, wenn sie als Steuerfaktoren biologischer Prozesse oder zur Dokumentation von Polymixis in hypertrophen Flachseen herangezogen werden sollen.

Dies trifft auch auf die vertikale Verteilung des Phytoplanktons zu, die in Annäherung aus der Chlorophyll *a*-Fluoreszenz abgeleitet werden kann. In Abhängigkeit von der Globalstrahlung

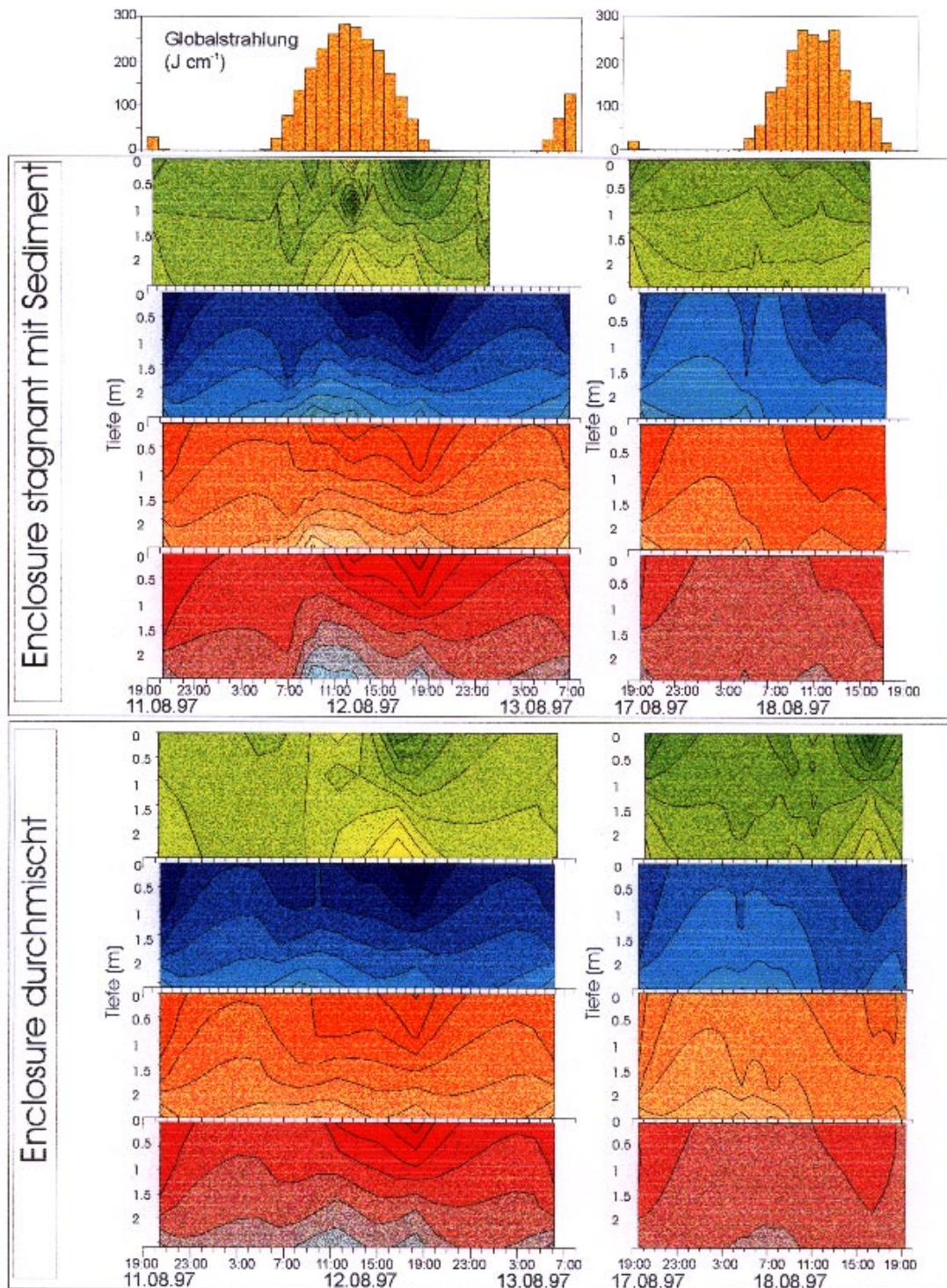
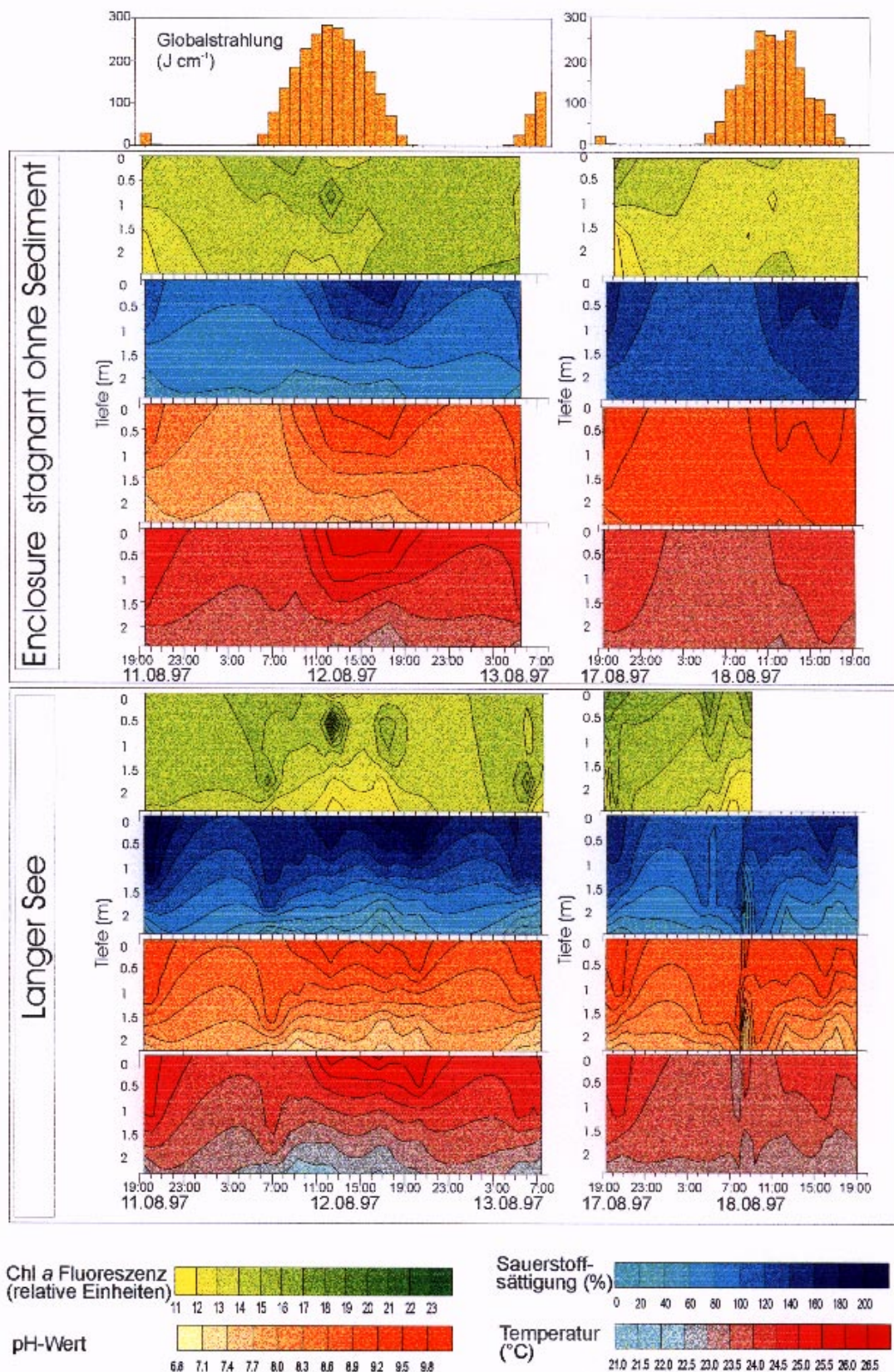


Abbildung 16: Diurnale Rhythmik von Temperatur, Sauerstoffsättigung, pH-Wert und Chl *a*-Fluoreszenz, dargestellt als Isoplethen für je eine Parallele von jedem Versuchskompartment. Den Isoplethen für die Enclosure liegen Vertikalmessungen der jeweiligen Parameter im Abstand von ca. 4 Stunden, denen des Sees von ca. 2 Stunden zugrunde, die zu Versuchsbeginn (11.-13.08.97) und in der 2. Versuchswoche (17.-18.08.97) aufgenommen wurden und zusammen mit den Stundensummen der Globalstrahlung (Balkendiagramm) dargestellt sind.



sind deutliche kleinräumige Einschichtungen des Phytoplanktons zu erkennen. Diese beginnen sich kurz nach Sonnenaufgang direkt unter der Wasseroberfläche auszubilden, erreichen während der höchsten Sonneneinstrahlung in ca. 0,5 m Tiefe ihr Maximum und verschieben sich mit abnehmender Sonneneinstrahlung erneut unter die Wasseroberfläche. Abweichend hiervon fehlt in dem durchmischten Enclosure die deutliche Einschichtung während der Mittagsstunden. Während der Nacht sind entweder relativ homogene Verteilungen des Phytoplanktons oder Einschichtungen in der unteren Wassersäule zu beobachten.

3.3.4 Die Lichtbedingungen

Die mittlere Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung (I^*) in der Wassersäule nimmt über die gesamte Versuchszeit in allen Versuchskompartimenten ab, wobei die größte Abnahme in den ersten Tagen zu verzeichnen ist (Abb. 17). Dies resultiert zum einen aus einer relativ kontinuierlichen Verminderung der Globalstrahlung, zum anderen aus dem steilen Anstieg der gemessenen Lichtattenuation während der ersten Woche, die besonders für den anfänglichen starken Rückgang von I^* verantwortlich ist. Zwischen dem 4. und 12. Versuchstag ist I^* in den stagnanten Enclosures ohne Sediment deutlich erhöht im Vergleich zu allen anderen Versuchskompartimenten, was aus der verminderten Lichtattenuation in diesen Enclosures resultiert. Darüber hinaus traten keine lang anhaltenden Unterschiede zwischen den Versuchskompartimenten auf. Die Zunahme des Attenuationskoeffizienten läßt sich zum Teil aus der Zunahme der Chlorophyll *a*-Konzentration (siehe Kapitel 3.3.5.1) erklären. Nach Kirk (1994a) ist in natürlichen Gewässern die Lichtabsorption und -streuung zurückzuführen auf den Wasserkörper selbst, Gelbstoffe, Phytoplankton und Tripton. Die Abhängigkeit des Attenuationskoeffizienten (K_d) von dem Absorptionskoeffizienten (a) und Streukoeffizienten (b) läßt sich nach Kirk (1994b) wie folgt beschreiben:

$$K_d(z_m) = (a^2 + 0,245ab)^{1/2}$$

Der Anteil des Chlorophylls an der Gesamtattenuation kann daher in Annäherung aus dem chlorophyllspezifischen Absorptionskoeffizienten K_a und dem Streukoeffizienten K_b kalkuliert werden. Hierfür werden die folgenden Werte aus der Literatur übernommen: $K_a = 0,009 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$ und $K_b = 0,1 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$ (Vant & Davies-Colley 1984, Davies-Colley *et al.* 1986, Weidemann *et al.* 1985, Weidemann & Bannister 1986, Oliver & Ganf 1988). Danach ergibt sich ein spezifischer Attenuationskoeffizient des Chlorophylls von $K_c = 0,017 \text{ m}^{-1} / \mu\text{g Chl L}^{-1}$. Vergleichsweise hierzu wurde von Tilzer (1983) durch Regression von Freilanddaten ein Wert von $K_c = 0,015 \text{ m}^{-1} / \mu\text{g Chl L}^{-1}$ ermittelt. Während der ersten Woche betrug die durchschnittliche Zunahme der Chlorophyll *a*-Konzentration $35 \mu\text{g l}^{-1}$. Daraus läßt sich eine Zunahme des Attenuationskoeffizienten von $0,6 \text{ m}^{-1}$ herleiten. Dies erklärt zu zwei Dritteln die gemessene Zunahme des Attenuationskoeffizienten von durchschnittlich $0,9 \text{ m}^{-1}$. Die vergleichsweise um durchschnittlich $0,4 \text{ m}^{-1}$ verminderten Attenuationskoeffizienten in den stagnanten Enclosures ohne Sediment (vom 4. bis zum 12. Versuchstag) lassen sich ausschließlich durch die im Durchschnitt um $25 \mu\text{g l}^{-1}$ niedrigeren Chlorophyll *a*-Konzentrationen in diesen

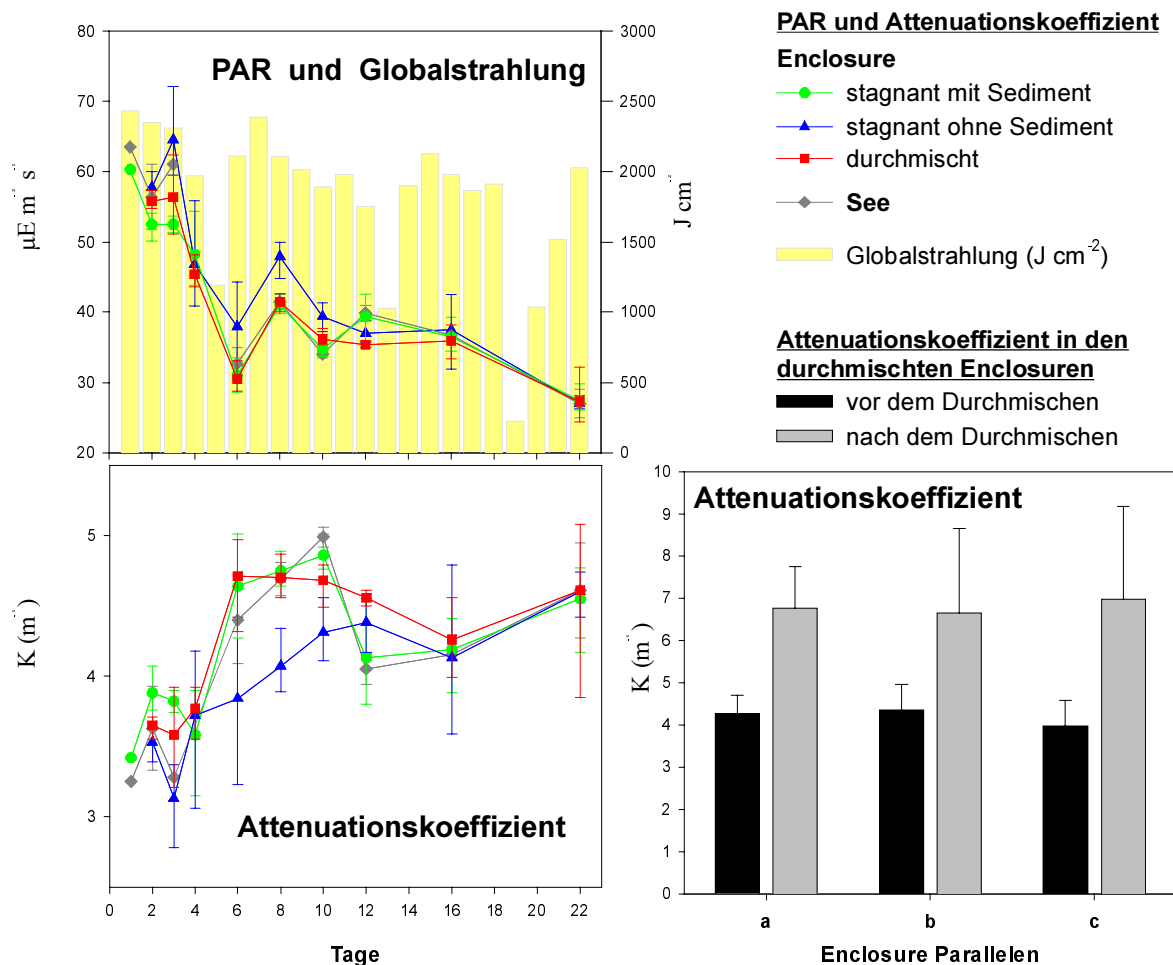


Abbildung 17 : Zeitlicher Verlauf der mittleren photosynthetisch aktiven Strahlung I^* in der Wassersäule, der Tagessummen der Globalstrahlung sowie des mittleren Attenuationskoeffizienten K in den Enclosures und dem Langen See (Fehlerbalken = Minimal und Maximalwerte, $N = 3$) und für die 3 Parallelen des durchgemischten Enclosure-Typs die mittleren Attenuationskoeffizienten vor und nach der Durchmischung (Fehlerbalken = Standardabweichung, $N = 5$).

Enclosures erklären, für die eine Verminderung des Attenuationskoeffizienten um $0,43 \text{ m}^{-1}$ kalkuliert werden kann.

Kurzfristig wurde in den durchgemischten Enclosures durch die Sedimentresuspension der Attenuationskoeffizient um den Faktor 1,6 von durchschnittlich $4,2$ auf $6,8$ erhöht (Abb. 17). Bei der nächsten Lichtmessung, 24 h nach der Durchmischung, wurden für die Attenuationskoeffizienten wieder Werte wie vor der Durchmischung ermittelt. Die ermittelte Zunahme der Lichtattenuation durch Sedimentresuspension liegt in der Größenordnung wie sie für eine Reihe anderer Flachseen beschrieben wird (Blom *et al.* 1994, Hellström 1991, Somlyódy & Koncsos 1991, Van Dijk & Achterberg 1992, Cristoffer *et al.* 1994, Van Duin *et al.* 1992). Als Zeitspanne für den Rückgang des Attenuationskoeffizienten, durch Sedimentation der resuspendierten Partikel bei Windstille, wurde von Blom *et al.* (1994) ein Tag ermittelt. Nach

Hellström (1991) dagegen, kann die Zeitspanne bis zu einer Woche betragen. Für die Variabilität der Lichtattenuation bei und nach Sedimentresuspension sind schließlich auch die Sedimentzusammensetzung und die horizontale Verteilung verschiedener Sedimenttypen in den jeweiligen Gewässern von Bedeutung. Nach einer Studie von Philips *et al.* (1995) weist die Gesamtattenuation des Lichtes sowie der Anteil des Chlorophyll *a* bzw. des Triptons daran, bereits innerhalb eines Gewässers eine große räumliche Heterogenität auf in Abhängigkeit von der Verteilung unterschiedlicher Sedimenttypen.

3.3.5 Dynamik des Phytoplanktons

3.3.5.1 Gesamtbiovolumen und Chlorophyll *a*-Gehalt

Im Gesamtbiovolumen des Phytoplanktons sind keine unterschiedlichen Entwicklungen zwischen den Versuchskompartimenten zu erkennen. Es blieb - von Schwankungen innerhalb der Fehlerbreite abgesehen - während der gesamten Versuchsdauer mit mittleren Werten von $30\text{--}38\text{ mm}^3\text{l}^{-1}$ konstant (Abb. 18). Die Chlorophyll *a*-Konzentration nimmt in allen Versuchskompartimenten bis zum 12. Versuchstag zu, wobei diese Zunahme in den verschiedenen Versuchskompartimenten unterschiedlich groß ist (Abb. 18). Die größte durchschnittliche Zunahme der Chlorophyll *a*-Konzentration wurde mit $67\text{ }\mu\text{g L}^{-1}$ in den durchmischten Enclosures beobachtet, gefolgt von den stagnanten Enclosures mit Sediment mit $44\text{ }\mu\text{g l}^{-1}$ und den stagnanten Enclosure ohne Sediment sowie dem See mit jeweils $35\text{ }\mu\text{g l}^{-1}$. Die erhöhten Chlorophyll *a*-Konzentrationen bei gleichbleibendem Biovolumen resultieren aus einer Zunahme des Chlorophyll *a*-Gehaltes des Phytoplanktons (Abb. 18). Dies ist im Zusammenhang mit den Veränderungen der Licht- und Nährstoffbedingungen zu sehen. Die Zunahme des Chlorophyll *a*-Gehaltes verläuft parallel zu der Verminderung der Lichtintensität und der Erhöhung der Gesamtphosphor- und Gesamtstickstoff-Konzentrationen. Dies legt eine gleichzeitige oder abwechselnde Steuerung des Chlorophyll *a*-Gehaltes durch Licht und Nährstoffe nahe. Der Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Chlorophyll *a*-Gehalt ist aus der Literatur allgemein bekannt, wobei in der generellen Zunahme des Pigmentgehaltes des Phytoplanktons ein Anpassungsmechanismus bei Lichtlimitation gesehen wird (Kohl & Nicklisch 1988). Der Zusammenhang zwischen dem Chlorophyll *a*-Gehalt und Nährstoffen steht in Einklang mit Ergebnissen aus Kulturversuchen, in denen eine Verminderung des Chlorophyll *a*-Gehaltes für *Aphanizomenon flos-aquae* bei Phosphorlimitation gefunden wurde (Uehlinger 1981) und für *Microcystis aeruginosa* bei Stickstofflimitation (Hesse 1997). Für *Planktothrix agardhii*, *Limnothrix redekei* und *Aphanizomenon gracile* wurde eine Verminderung des Pigmentgehaltes sowohl bei Phosphor- als bei Stickstofflimitation nachgewiesen (Rücker & Kohl 1994). In der Verminderung des Chlorophyll *a*-Gehaltes bei Nährstofflimitation wird von Kohl & Nicklisch (1988) eine Anpassung des Photosyntheseapparates an die potentielle Wachstumsrate gesehen. Der Chlorophyll *a*-Gehalt unterliegt demnach

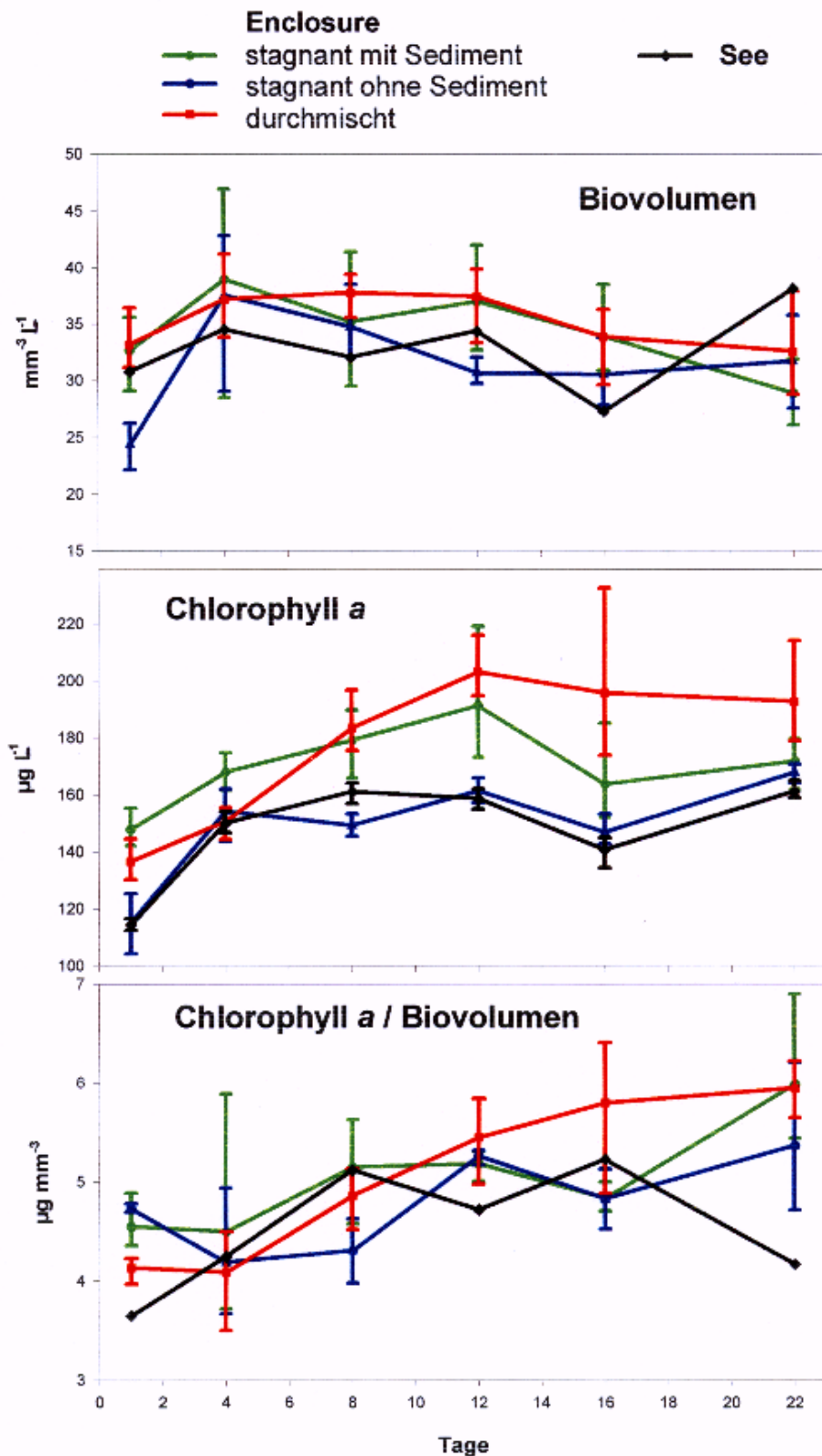


Abbildung 18: Zeitlicher Verlauf des Phytoplanktonbiovolumens, der Chlorophyll *a*-Konzentration und der Chlorophyll *a*-Konzentration pro Biovolumen in den Enclosures und dem Langen See (Fehlerbalken = Minimal- und Maximal-Werte, N = 3).

einer Steuerung durch Licht und Nährstoffe und kann umgekehrt hier für die Indikation von Licht- bzw. Nährstofflimitation herangezogen werden. Im Hinblick auf mögliche Limitationszustände gilt es zu berücksichtigen, daß die Verminderung der Lichtintensität während der ersten Versuchswoche in den Versuchskompartimenten mit Sedimenteinfluß großteils aus der Zunahme der Chlorophyll *a*-Konzentration selbst resultiert, was auch als negative Rückkopplung bezeichnet wird (Sommer 1994). Deshalb scheint hier für diese Versuchskompartimente das folgende Szenario realistisch: Die anfangs beobachtete Zunahme des Chlorophyll *a*-Gehaltes resultiert aus der Zunahme der verfügbaren Nährstoffe und bewirkt eine Verminderung der Lichtintensität. Die folgende Zunahme des Chlorophyll *a*-Gehaltes kann wiederum als Anpassung an die verminderte Lichtintensität gesehen werden und ist aufgrund der weiter zunehmenden Nährstoffkonzentrationen möglich. Diese Interpretation wird untermauert durch die Ergebnisse aus den Enclosures ohne Sediment. In diesen nimmt der Chlorophyll *a*-Gehalt zunächst ab, was parallel zu einer Nährstoffverminderung verläuft. Erst bei zunehmender Gesamtstickstoff-Konzentration erhöht sich auch hier der Chlorophyll *a*-Gehalt des Phytoplanktons. Schließlich sei darauf verwiesen, daß die Chlorophyll *a*-Konzentration hier auf das Gesamtbiovolumen des Phytoplanktons bezogen wird. Artspezifisch unterschiedliche Veränderungen im Chlorophyll *a*-Gehalt in Abhängigkeit von den Licht- und Nährstoffverhältnissen bleiben dabei unberücksichtigt.

3.3.5.2 Phytoplanktonzusammensetzung und Dynamik der Cyanobakterien

Das Phytoplankton war zu Versuchsbeginn in allen Versuchskompartimenten mit über 80% deutlich durch Cyanobakterien dominiert (Abb. 19). Das restliche Phytoplankton setzte sich in erster Linie zusammen aus Dinophyceae (fast ausschließlich *Ceratium hirundinella*), Cryptophyceae (*Cryptomonas* spp. und *Rhodomonas minuta*) und Bacillariophyceae (*Fragillaria* spec., *Aulacoseira* spp.). Alle weiteren Phytoplanktongruppen waren mit weniger als 3 % des Biovolumens vertreten und werden hier als Sonstige zusammengefaßt. Die Dominanz von Cyanobakterien hielt über die gesamten Versuchszeit an. Der Anteil aller anderen Algengruppen verringerte sich in den stagnanten Enclosures bis zum 8. Versuchstag auf 10%, was auf den Rückgang von *Ceratium hirundinella* und den nahezu völligen Rückgang von Diatomeen zurückzuführen ist.

Innerhalb der Cyanobakterien traten alle Arten, die auf Seite 23 aufgelistet sind, an mindestens einem Untersuchungstermin in allen Versuchskompartimenten auf. Den größten Anteil am Biovolumen haben mit meist mehr als 20 % *Planktothrix agardhii*, *Limnothrix* spp. (überwiegend *L. planktonica* und *Pseudanabaena limnetica*) und *Aphanizomenon* spp. (überwiegend *A. gracile* und *A. issatschenkoi*). Einen weiteren relevanten Anteil von 5-20% am Biovolumen hatten *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Anabaena* spp. (überwiegend *A. flos-aquae*, *A. solitaria* und *A. compacta*) und *Anabaenopsis* spp. (überwiegend *Anabaenopsis elenkinii*). Schließlich ist in der Reihenfolge ihrer Bedeutung an der Zusammensetzung des

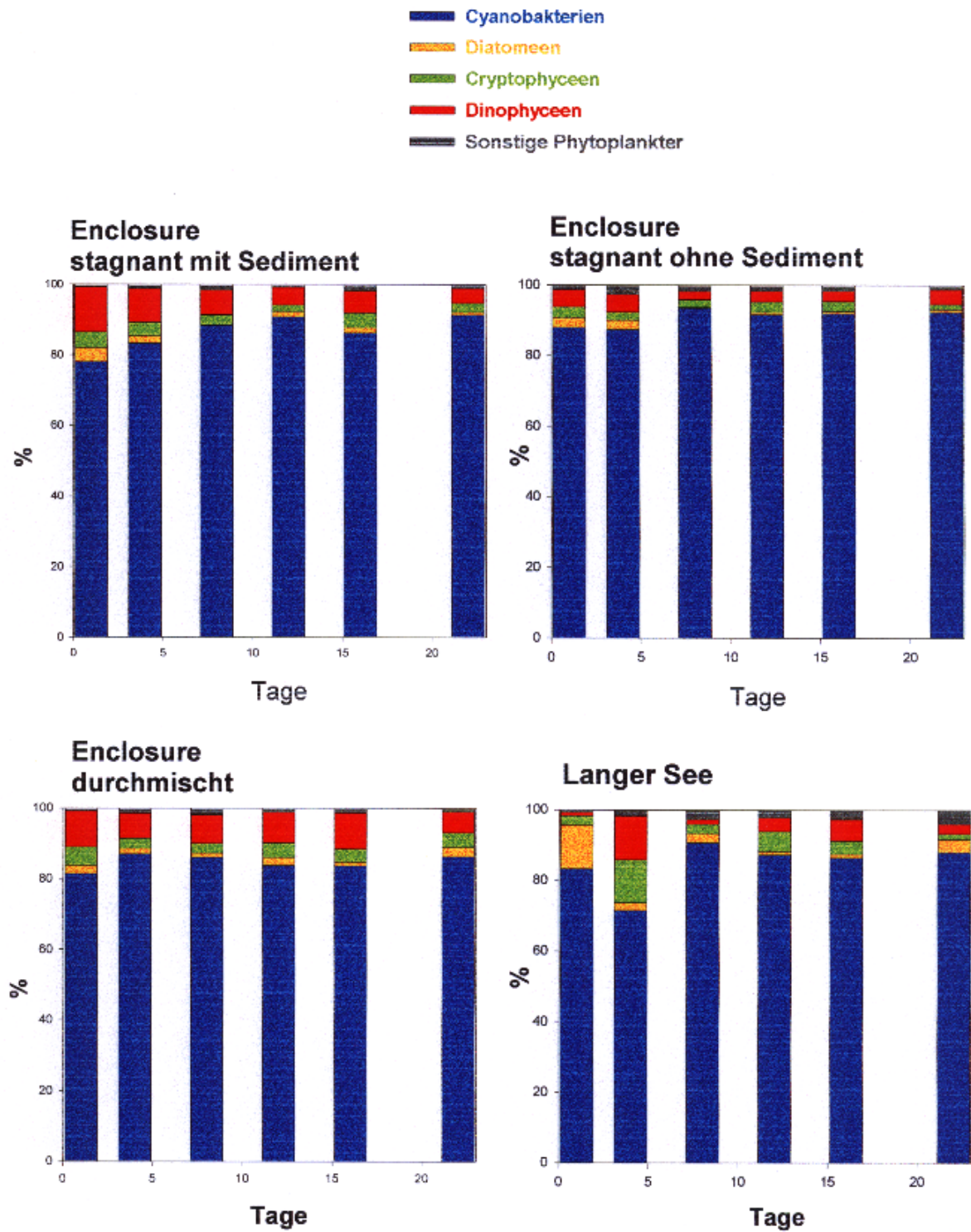


Abbildung 19: Relative Zusammensetzung des Phytoplanktonbiovolumens über die Versuchszeit in den Enclosures und dem Langer see.

Biovolumens an nächster Stelle *Microcystis* spp. (überwiegend *M. aeruginosa* und *M. flos-aquae*) zu nennen, deren Anteil jedoch einen Wert von 5 % nie überstieg, weshalb sie mit allen anderen Cyanobakterien, deren Anteil noch geringer war, als sonstige Cyanobakterien zusammengefaßt wird.

Eine vergleichende Darstellung der Entwicklung der Cyanobakterien in den einzelnen Versuchskompartimenten wird hier für die Arten bzw. Gattungen, deren Anteil am Biovolumen mehr als 5% betrug, in Abbildung 20 gegeben. Eine gleichartige Entwicklung ist für alle Nostocalen, *Aphanizomenon* spp., *Anabaena* spp., *Anabaenopsis* spp. und *C. raciborskii*, zu verzeichnen. Ihr Biovolumen nimmt über die Versuchszeit kontinuierlich ab und beträgt bei Versuchsende nur noch durchschnittlich 30 % des Anfangsvolumens. Es treten keine deutlichen Unterschiede in der Entwicklung dieser Arten zwischen den Versuchskompartimenten auf. Eine unterschiedliche Entwicklung ist für *P. agardhii* und *Limnithrix* spp. über die Versuchszeit und in den verschiedenen Versuchskompartimenten zu verzeichnen. *Limnithrix* spp. nimmt in der ersten Versuchshälfte in allen Versuchskompartimenten gleichermaßen extrem zu. Bis zum 8. Versuchstag findet eine Verdopplung ihres Biovolumens statt. In der Folge kommt es zu einer unterschiedlich rückläufigen Entwicklung von *Limnithrix* spp. in den verschiedenen Versuchskompartimenten. Ab dem 12. Versuchstag ist das Biovolumen von *Limnithrix* spp. in den durchmischten Enclosures im Vergleich zu allen anderen deutlich niedriger. Bis zum Versuchsende treten auch in den anderen Versuchskompartimenten Unterschiede im Biovolumen von *Limnithrix* spp. in der folgenden Reihenfolge auf:

$$\textit{Limnithrix} \text{ spp. Biovol. : } E_{\text{mix}} < E_{\text{stag. mit Sed.}} < E_{\text{stag. ohne Sed.}} < \text{See}$$

(E_{mix} = Enclosure durchmischt, $E_{\text{stag. mit Sed.}}$ = Enclosure stagnant mit Sediment, $E_{\text{stag. ohne Sed.}}$ = Enclosure stagnant ohne Sediment)

Deutliche Unterschiede treten auch bei der Entwicklung von *P. agardhii* auf, wobei der Trend in den Veränderungen genau entgegengesetzt zu dem von *Limnithrix* spp. verläuft:

$$\textit{P. agardhii} \text{ Biovol. : } E_{\text{mix}} > E_{\text{stag. mit Sed.}} \geq E_{\text{stag. ohne Sed.}} \geq \text{See}$$

Im Gegensatz zu *Limnithrix* spp. ist für *P. agardhii* in allen Versuchskompartimenten bis zum Versuchsende eine Zunahme im Biovolumen zu verzeichnen. Eine deutlich erhöhte Zunahme findet in den durchmischten Enclosures im Vergleich zu allen anderen Versuchskompartimenten statt.

Anhand der Ergebnisse für *Limnithrix* spp. und *P. agardhii* können die eingangs formulierten Hypothesen „Bei regelmäßiger Durchmischung mit Sedimentresuspension wird die Entwicklung von *P. agardhii* begünstigt“ und „Bei andauernder Stagnation der Wassersäule wird die Entwicklung von *Limnithrix* spp. begünstigt“ angenommen werden.

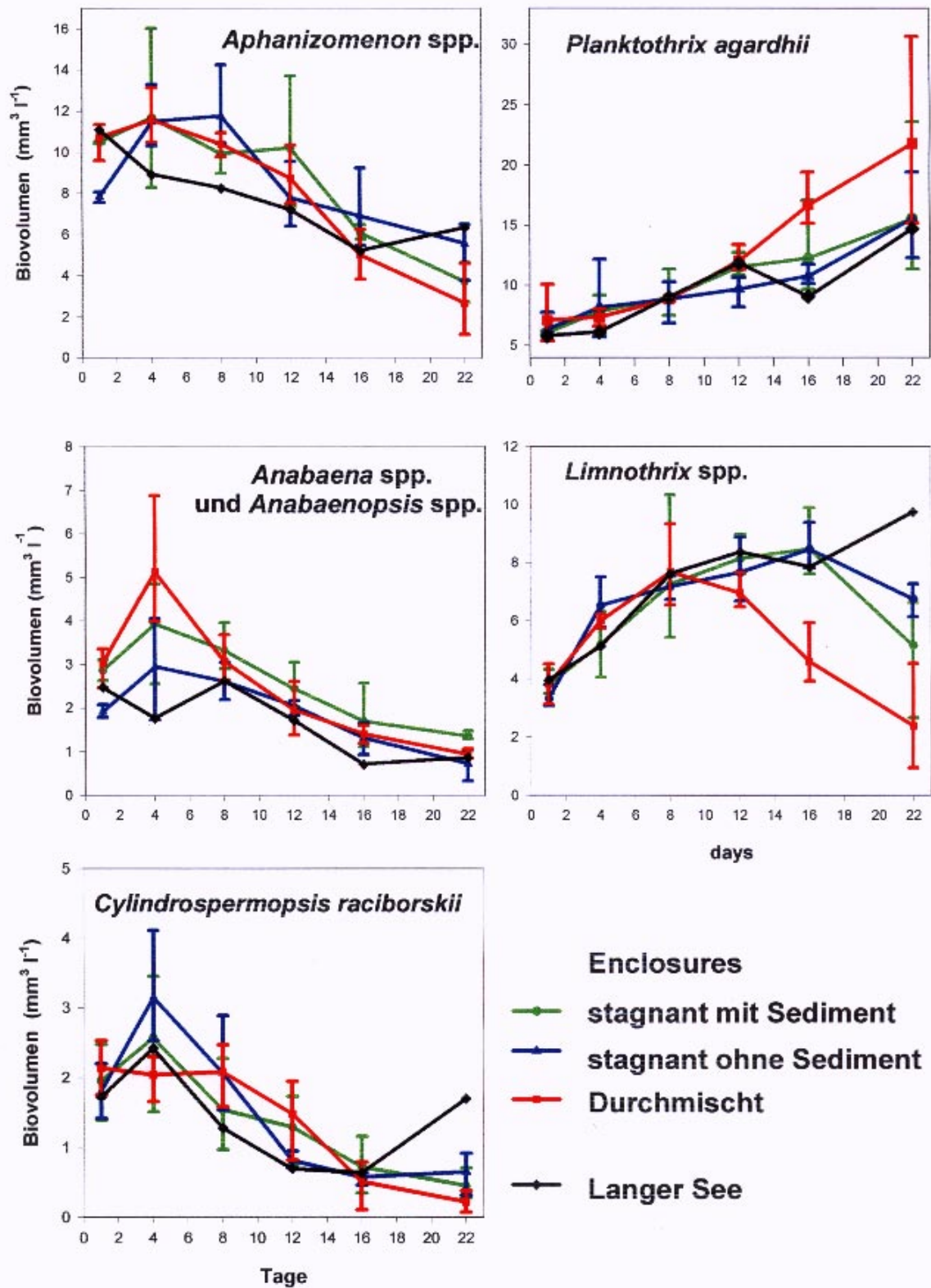


Abbildung 20: Vergleichende Darstellung der Cyanobakterien Dynamik in verschiedenen Versuchskompartimenten (Mittelwert sowie Min. und Max, N=3).

3.3.5.3 Heterocystenfrequenzen der Nostocales

Heterocysten sind differenzierte Zellen, die von Cyanobakterien der Ordnung Nostocales ausgebildet werden können. In diesen Zellen kann molekularer Stickstoff (N_2) mittels der Nitrogenase fixiert werden (zusammenfassende Übersichten in: Wolk 1982, Kohl *et al.* 1982 und Paerl 1990). Der Vollständigkeit halber soll hier erwähnt werden, daß auch nicht heterocystenbildende Cyanobakterien unter anaeroben Bedingungen in vegetativen Zellen Stickstoff fixiert können, was in erste Linie bei marinen Arten von Bedeutung ist und erstmals für Arten der Gattung *Trichodesmium* (Oscillatoriales) nachgewiesen wurde (Taylor *et al.* 1973, Carpenter & McCarthy, Carpenter & Romans 1991). Die Nutzung von N_2 als zusätzliche Stickstoffquelle stellt einen Konkurrenzvorteil dar. Dies belegen zahlreiche Studien, nach denen stickstofffixierende Arten bei niedrigen Stickstoff-Konzentrationen bzw. einem niedrigen TN:TP –Verhältnis zur Dominanz gelangen (z.B. Niemi 1979, Smith 1983, Teubner 1996). In solchen Phasen konnten relevante Stickstoffeinträge durch N_2 -Fixierung in die Untersuchungsgewässer nachgewiesen werden (Dudel & Kohl 1991) (siehe auch Kapitel 4.2.3). In einigen Gewässern wurde ein enger Zusammenhang zwischen der N_2 -Fixierung und dem Biovolumen bzw. der Heterocystenfrequenz der Stickstofffixierer nachgewiesen (Rönicke & Bahr 1983, Kohl *et al.* 1985). Die Heterocystenfrequenz (relativer Anteil der Heterocysten am Biovolumen der jeweiligen Arten) wurde daher hier ermittelt, um Anhaltspunkte über mögliche Stickstofflimitationszustände sowie das Potential zur N_2 -Fixierung zu erhalten.

Der Verlauf der Heterocystenfrequenzen von *C. raciborski*, *Aphanizomenon issatschenkoi* und *Anabaena solitaria* in den verschiedenen Versuchskompartimenten (Abb. 21) zeigt, von Schwankungen abgesehen, weder deutlich unterschiedliche Entwicklungen zwischen den Versuchskompartimenten noch über die Zeit. Die Heterocystenfrequenz von *Aphanizomenon gracile*, die innerhalb der Nostocales den größten Anteil am Biovolumen ausmacht, zeigt in allen Versuchskompartimenten einen leichten Anstieg über die Versuchszeit und ist in den durchmischten Enclosures höher als in allen anderen, mit Ausnahme des letzten Termins. Das Mittel der Heterocystenfrequenzen aus allen Versuchskompartimenten beträgt hier für *Anabaena solitaria* 3,4 %, für *C. raciborski* 2,5 %, für *Aphanizomenon gracile* 3,1 %, für *Aphanizomenon issatschenkoi* 1,5 % und für *A. flos-aquae* 1,6 % (Abb. 21). Diese Ergebnisse liegen im oberen Bereich der Werte, die aus der Literatur bekannt sind. Für *Aphanizomenon flos-aquae* werden maximale Heterocystenfrequenzen von 1,9-2,5 % (Danowski 1996, Ogawa & Carr 1969, Kohl *et al.* 1985) beschrieben, für *A. gracile* von 5,8-6,0 % (Schlangstedt 1984, Kohl *et al.* 1985) für *Anabaena spec.* 6% (De Nobel *et al.* 1997) und *Anabaena variabilis* 9,5 % (Reddy *et al.* 1987). Durch die hohe Heterocystenfrequenz ist ein großes Potential zur N_2 -Fixierung vorhanden. Darüber hinaus zeigt ein Vergleich von Literaturangaben zur N_2 -Fixierungsleistung von Cyanobakterien mit den hier ermittelten Zunahmen der Gesamtstickstoff-Konzentration, daß diese in einer Größenordnung liegen, die sich theoretisch durch N_2 -

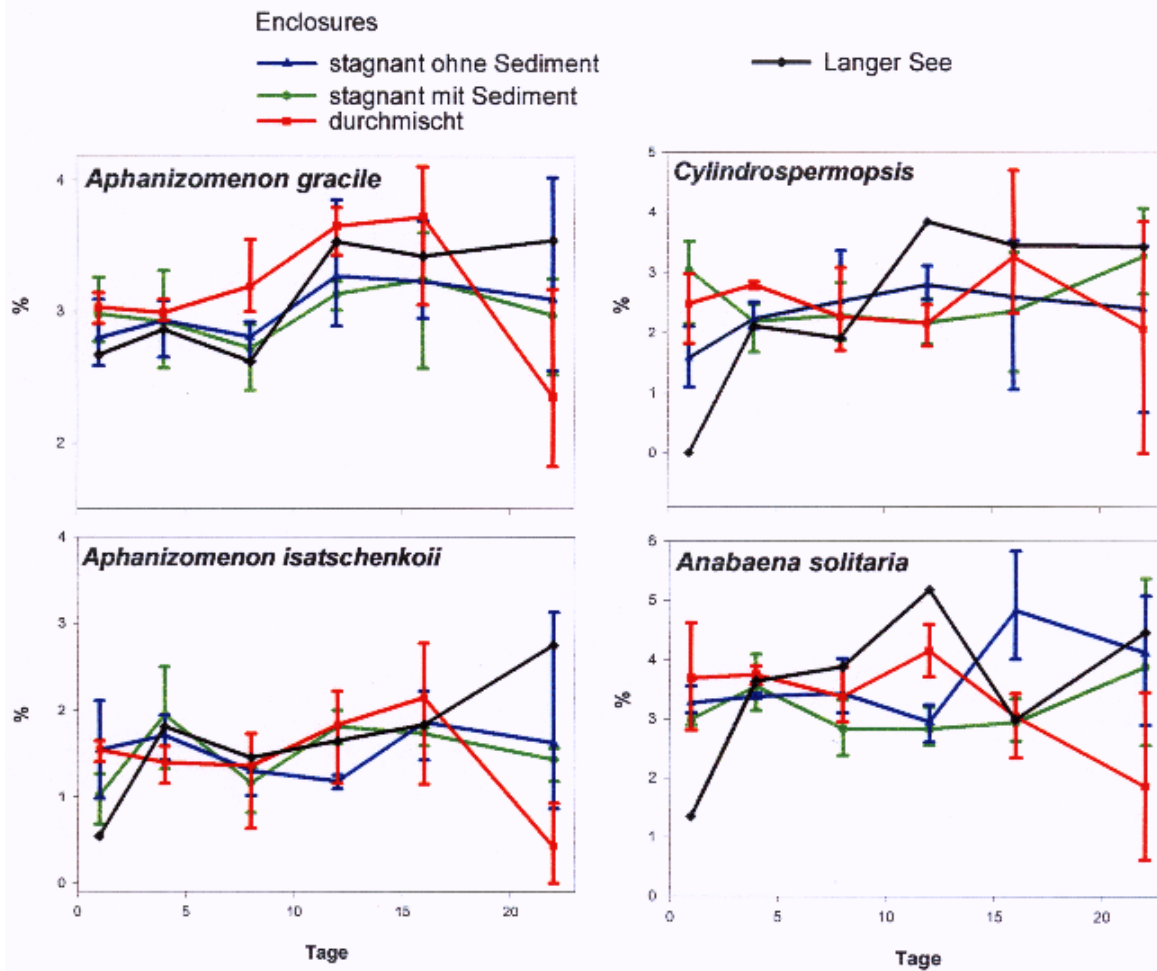
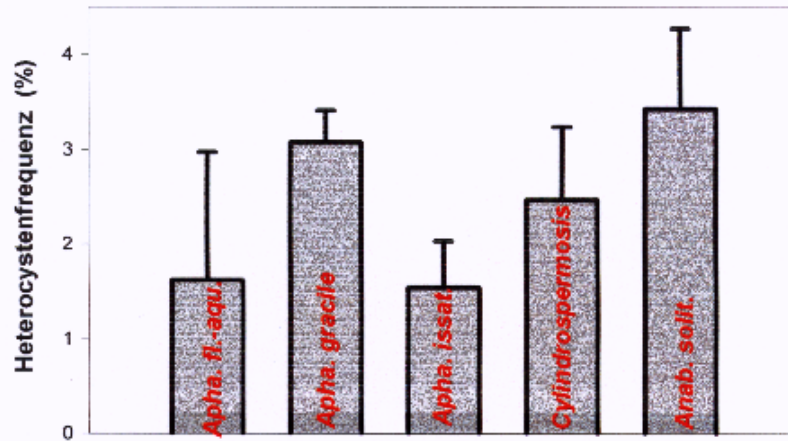


Abbildung 21: Oben: Mittlere Heterocystenfrequenzen aus allen Versuchskompartimenten (Fehlerbalken = Standard-abweichung, N = 60). Unten: Zeitlicher Verlauf der Heterocystenfrequenzen in den Enclosures und dem Langer See (Fehlerbalken = Minimal- und Maximal-Werte, N = 3).

Fixierung erklären lassen. Als maximale N₂-Fixierungsleistung wurden in verschiedenen Gewässern Werte zwischen 3,9 und 374 µg N₂ L⁻¹ h⁻¹ ermittelt (Rönicke & Bahr 1983, Hague & Burris 1973, Horne & Goldmann 1972, Hübel & Hübel 1980). Die mittlere Zunahme der Gesamtstickstoff-Konzentration betrug in den Enclosures ohne Sediment 0,6 µg L⁻¹ h⁻¹, in den stagnanten Enclosures mit Sediment 0,9 µg L⁻¹ h⁻¹ und in den durchmischten Enclosure 2,4 µg L⁻¹ h⁻¹. Dieser Vergleich untermauert die in Kapitel 3.3.2.2 gemachte Annahme, daß zumindest in den Enclosures ohne Sediment die Zunahme der Gesamtstickstoff-Konzentrationen auf N₂-Fixierung zurückgeführt werden kann. Die Ergebnisse zur Heterocystenfrequenz sind im Zusammenhang mit den Ergebnissen zu den Stickstoffkonzentrationen in zweierlei Hinsicht erstaunlich: Zum einen nimmt parallel zur Stickstoffzunahme das Biovolumen der N-Fixierer ab und nur für *Aphanizomenon gracile* wurde ein leichter Anstieg der Heterocystenfrequenz beobachtet. Demnach müßte die N₂-Fixierungsleistung pro Heterocyste zugenommen haben. Zum anderen wurde erwartet, daß die höchste Heterocystenfrequenz in dem Versuchskompartiment mit den niedrigsten DIN-Konzentrationen auftritt. Entgegen dieser Erwartung wurde die höchste Heterocystenfrequenz von *Aphanizomenon gracile* in dem Versuchskompartiment mit den höchsten DIN-Konzentrationen, den durchmischten Enclosures, ermittelt.

Schließlich deutet der hohe Anteil der N-Fixierer am Biovolumen der Cyanobakterien zusammen mit der hohen Heterocystenfrequenz auf eine mögliche Stickstofflimitation zu Versuchsbeginn hin. Die rückläufige Entwicklung der N-Fixierer über die Versuchsdauer verdeutlicht jedoch, daß der Konkurrenzvorteil durch N₂-Fixierung hier nicht zum Tragen kommt und neben Stickstoff andere Steuergrößen für die Dynamik der N-Fixierer hier von Bedeutung sind.

3.3.6 Welche Faktoren steuern die Phytoplanktodynamik in den verschiedenen Versuchskompartimenten ?

Einleitend werden hier Zusammenhänge zwischen der Cyanobakteriendynamik und den physikalisch-chemischen Bedingungen in den verschiedenen Versuchskompartimenten über die Versuchszeit herausgearbeitet. Inwieweit die Thesen, die dabei zur Steuerung der Dynamik abgeleitet werden, übereinstimmend, konträr oder ergänzend zu Ergebnissen aus Kulturexperimenten und Freilandbeobachtungen stehen, wird im Anschluß nach Steuergrößen getrennt in einzelnen Kapiteln diskutiert.

Zur Veranschaulichung der Zusammenhänge zwischen der Cyanobakteriendynamik und den Steuergrößen Licht und Nährstoffe über die Versuchszeit werden die Kurvenverläufe der Biovolumina denen der mittleren Lichtintensität und der Gesamtnährstoff-Konzentrationen vergleichend gegenüber gestellt (Abb. 22). Dabei wurden *Aphanizomenon* spp., *Cylindrospermopsis raciborskii* sowie *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. als N-Fixierer

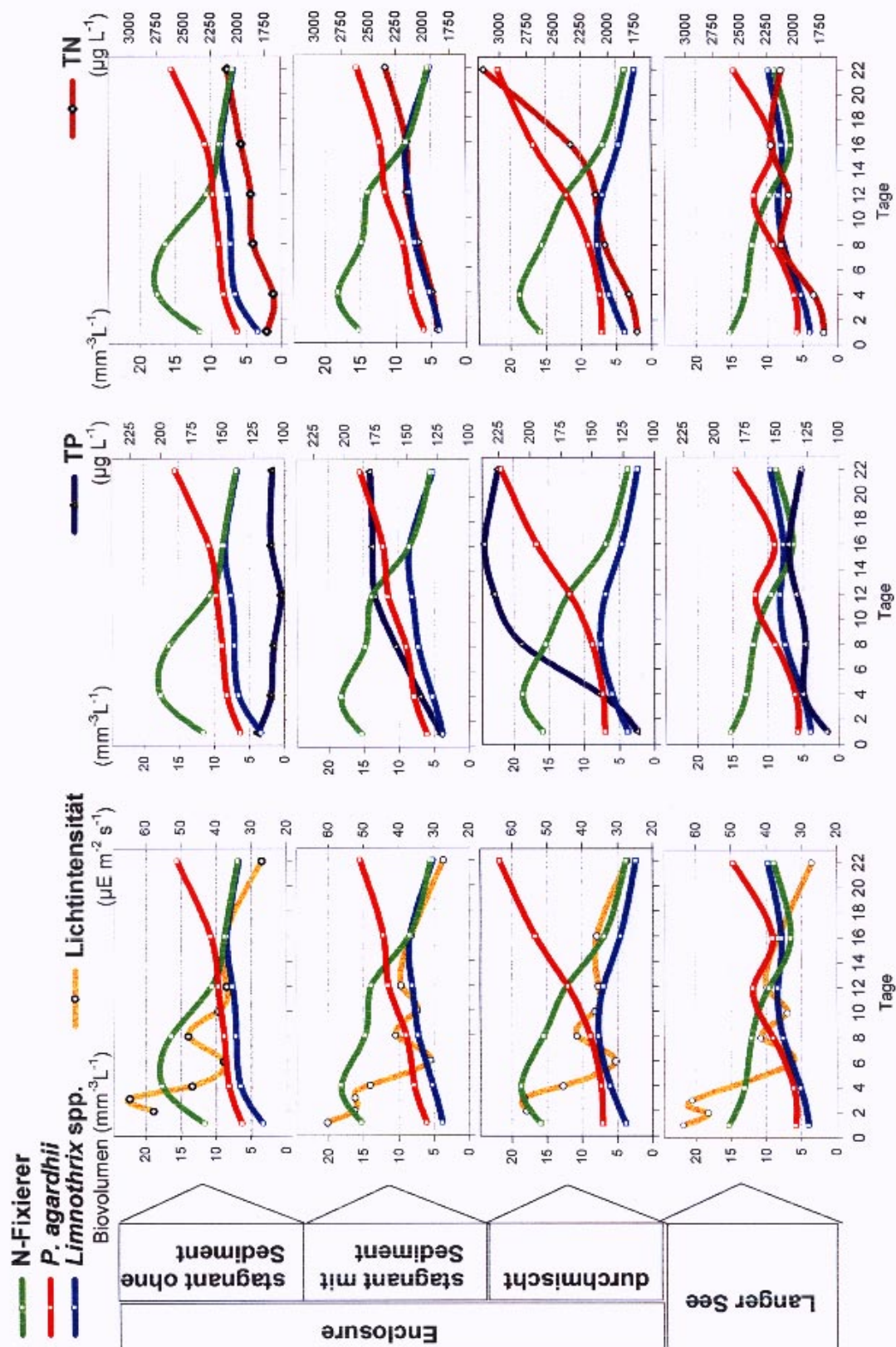


Abbildung 22: Vergleichende Darstellung zum Verlauf der Biovolumina von *Limnothrix* spp., *P. agardhii* und der N-Fixierer in den 4 Versuchskompartimenten zum Verlauf der mittleren Lichtintensität, der Gesamphosphor-Konzentrationen (TP) und der Gesamtnitrostoff-Konzentrationen (TN), anhand der Mittelwerte aus den 3 Parallelten jedes Versuchskompartimentes.

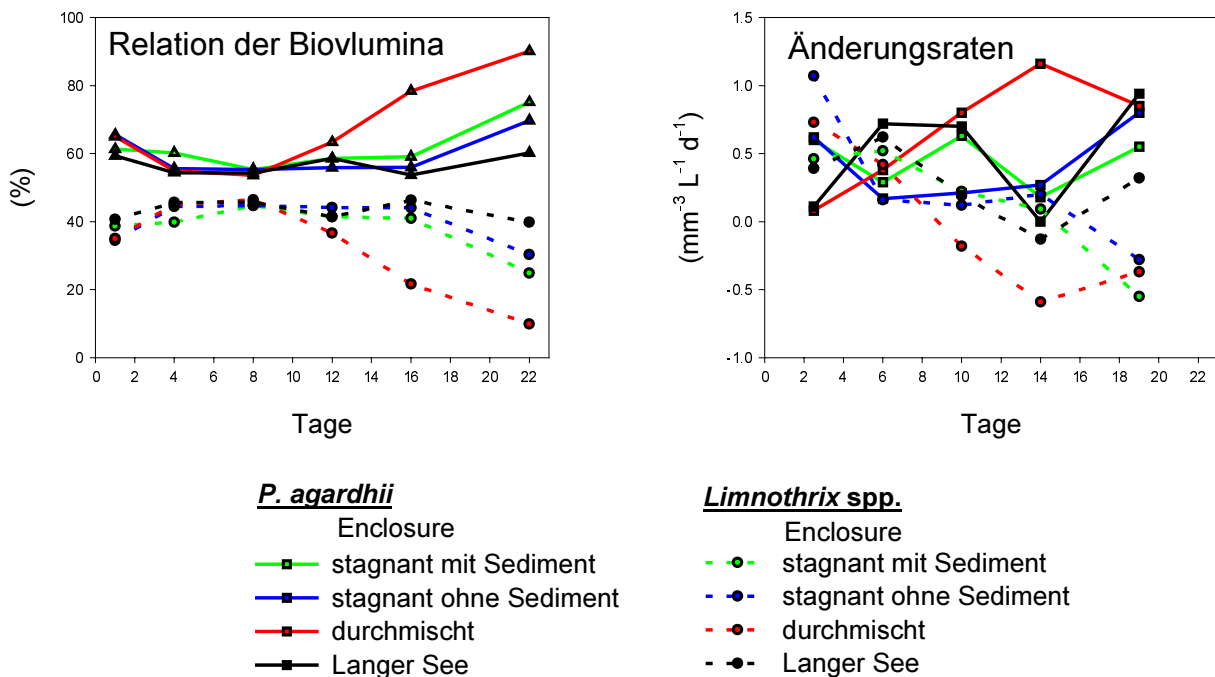


Abbildung 23: Relation der Biovolumina von *P. agardhii* und *Limnithrix* spp. sowie Änderungsraten der Biovolumina in den verschiedenen Versuchskompartimenten über die Zeit (Mittelwerte aus den 3 Parallelen jeden Versuchskompartimentes).

zusammengefaßt, da sie in ihrer Entwicklung über die Versuchszeit den gleichen Trend aufzeigen.

Auffällig ist zunächst der Wechsel in der Dominanz von N-Fixierern zu *P. agardhii*, der in allen Versuchskompartimenten beobachtet wurde. Die Abnahme der N-Fixierer geht in allen Versuchskompartimenten parallel mit der Abnahme der Lichtintensität und der Zunahme von *Limnithrix* spp. und *P. agardhii* einher. Darüber hinaus verläuft die Abnahme der N-Fixierer parallel zu der Zunahme der Nährstoffkonzentrationen in den Versuchskompartimenten mit Sediment. Dagegen nimmt in den Enclosures ohne Sediment das Biovolumen der N-Fixierer bei gleichbleibenden Phosphor-Konzentrationen und allein durch N_2 -Fixierung erklärbarer Stickstoffzunahmen ab. Demnach sind die N-Fixierer hier bei abnehmender Lichtintensität und zunehmenden Nährstoffkonzentrationen gegenüber *Limnithrix* spp. und *P. agardhii* konkurrenzschwächer, wobei die Ergebnisse aus dem Enclosure-Typ ohne Sediment die größere Bedeutung der Steuergröße Licht für die unterschiedliche Dynamik unterstreicht.

Für *P. agardhii* wurde eine deutlich höhere Zunahme und für *Limnithrix* spp. eine deutlich höhere Abnahme der Biovolumina in den durchmischten Enclosures ermittelt im Vergleich zu

allen anderen Versuchskompartimenten (Kap. 3.3.5.2). Ein Vergleich der relevanten Steuergrößen der Phytoplanktodynamik zwischen den Versuchskompartimenten ergab zudem eine deutlich erhöhte Zunahme der Gesamtnährstoffe in den durchmischten Enclosures (Kap. 3.3.2.1). Diese wurde durch die regelmäßigen Nährstoffpulse bei der Durchmischung verursacht (Kap. 3.3.2.2). Da sich alle anderen hier berücksichtigten physikalischen und chemischen Parameter in den durchmischten Enclosures nicht deutlich von denen in den anderen Versuchskompartimenten unterscheiden (Kap. 3.3.3 u. 3.3.4), kann davon ausgegangen werden, daß die unterschiedliche Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnithrix* spp. durch die Nährstoffpulse verursacht wurde. Dabei ist *P. agardhii* bei regelmäßigen Nährstoffpulsen gegenüber *Limnithrix* spp. konkurrenzstärker. Verdeutlicht wird dies anhand der Änderungsraten der Biovolumina dieser Arten sowie der Relation ihrer Biovolumina zueinander (Abb. 23). Der Verlauf der Relation ihrer Biovolumina, zeigt, daß *P. agardhii* in den durchmischten Enclosures *Limnithrix* spp. bis zu Versuchsende nahezu völlig verdrängt hat. Dagegen nimmt in den anderen Versuchskompartimenten der relative Anteil von *Limnithrix* spp. in der Reihenfolge zu, wie die Gesamtnährstoffe abnehmen. Ferner wird aus Abbildung 22 deutlich, daß eine sehr enge Parallelität zwischen dem Kurvenverlauf der TN-Konzentrationen und dem des Biovolumens von *P. agardhii* besteht. Dies deutet darauf hin, daß Stickstoff hier an erster Stelle den wachstumsbegrenzenden Faktor für *P. agardhii* darstellte und *P. agardhii* bei der Konkurrenz um die Ressource Stickstoff gegenüber *Limnithrix* spp. überlegen ist. Erstaunlicherweise lassen die Kurvenverläufe der TP-Konzentrationen und der Biovolumina von *P. agardhii* und *Limnithrix* spp. keine Zusammenhänge erkennen. Demnach stellt Phosphor hier wahrscheinlich keine relevante Steuergröße dar.

3.3.6.1 Welchen Einfluß haben die Nährstoffkonzentrationen auf die Entwicklung der Cyanobakterien?

Die Beurteilung der oben getroffenen Aussagen zur Dynamik der Cyanobakterien anhand von Parametern zur Wachstumskinetik orientiert sich an den von Sommer (1989) skizzierten unterschiedlichen Strategien hinsichtlich der Nährstoffkonkurrenz zwischen Phytoplanktern und den dafür jeweils charakteristischen Parametern. *Sensu* Sommer (1989) können die folgenden Strategien unterschieden werden: Wachstumsstrategen, die bei ausreichendem Nährstoffangebot bzw. Nährstoffpulsen mit kurzer Frequenz über einen Konkurrenzvorteil verfügen. Charakteristisch für solche Arten sind hohe maximale Wachstumsraten (μ_{\max}). Affinitätsstrategen verfügen bei niedrigen Nährstoffkonzentrationen über einen Konkurrenzvorteil. Charakteristisch für solche Arten sind hohe Affinitäten (μ_{\max}/K_s , V_{\max}/K_m ; K_s , K_m : Halbsättigungskonstanten) gegenüber Nährstoffen sowie niedrige minimale Zellquoten (Q_0). Schließlich besitzen Speicherstrategen bei Nährstoffpulsen einen Konkurrenzvorteil. Charakteristisch für solche Arten sind hohe maximale Nährstoffaufnahmeleistungen (V_{\max}) sowie eine hohe Speicherkapazität (Q_{\max}/Q_0 , Q_{\max} : maximale Zellquote). Literaturwerte zu diesen Parametern sind für

die hier relevanten Cyanobakterien in Tabelle 2 für Phosphor und in Tabelle 3 für Stickstoff zusammengestellt. Aufgrund der verschiedenen Kulturmethode(n) (Turbidostat-, semikontinuierliche - und Batchkulturen) sowie teilweise unterschiedlicher Randbedingungen, unter denen die Experimente durchgeführt wurden, ist ein solcher Vergleich nicht ganz unproblematisch. Ebenfalls kritisch zu betrachten ist die Übertragbarkeit von Kulturergebnissen von einzelnen Stämmen auf Freilandpopulationen. Zudem liegen nicht für alle hier auftretenden Cyanobakterien Ergebnisse aus Kulturexperimenten vor, und die Anzahl der Experimente zum Wachstum bei Stickstofflimitation ist sehr begrenzt. Dennoch lassen sich einige unterschiedliche Trends zwischen Ordnungen, Gattungen und teilweise auch Arten bezüglich des Wachstums bei Phosphor- bzw. Stickstofflimitation herausarbeiten, die in Beziehung zu den hier gefundenen Ergebnissen gesetzt werden können. Dabei soll zunächst der Wechsel in der Dominanz von N-Fixierern zu *P. agardhii* und *Limnothrix* spp., die zu diesem Zweck als Oscillatoriales zusammengefaßt werden, im Zusammenhang mit Ergebnissen aus Kulturexperimenten und Freilandbeobachtungen diskutiert werden. Im Anschluß daran wird die unterschiedliche Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. diskutiert.

Eine Gegenüberstellung der Literaturdaten (Tab. 2) zeigt, daß Nostocales im Vergleich zu Oscillatoriales die besseren Konkurrenten um die Ressource Phosphor sind: Ihre höheren Affinitäten gegenüber Phosphor (μ_{\max}/K_s und V_{\max}/K_m) sowie die niedrigeren Zellquoten (Q_0) stellen im Vergleich zu den Oscillatoriales einen Konkurrenzvorteil bei niedrigen P-Konzentrationen dar. Überschneidungen sind zwar in der Affinität (μ_{\max}/K_s) gegenüber Phosphor zwischen *P. agardhii* und *Aphanizomenon flos-aquae* zu verzeichnen, allerdings deutet die niedrigere minimale Zellquote (Q_0) von *Aphanizomenon flos-aquae* wiederum auf einen Vorteil dieser Art bei niedrigen P-Konzentrationen hin. Darüber hinaus wurden für Nostocales höhere Aufnahmeraten (V_{\max}) und Speicherkapazitäten (Q_{\max}/Q_0) ermittelt. Dadurch sind sie gegenüber Oscillatoriales auch bei dauerhaften bzw. gepulsten Nährstoffüberschüssen im Vorteil. Anhand des Konkurrenzvorteils bei niedrigen P-Konzentrationen würde sich der hohe Anteil der Nostocales zu Versuchsbeginn bei den niedrigsten P-Konzentrationen erklären lassen. Die Dynamik der Nostocales und Oscillatoriales über die Versuchsdauer im Zusammenhang mit den Nährstoffbedingungen verläuft jedoch in allen Versuchskompartimenten entgegengesetzt zu den Erwartungen, die aus den Ergebnissen der Kulturexperimente hervorgehen. Trotz ihres Vorteils bei niedrigen P-Konzentrationen ist die Entwicklung der Nostocales in den Enclosures ohne Sediment bei gleichbleibenden bzw. abnehmenden P-Konzentrationen negativ und die der Oscillatoriales positiv. Und trotz ihres Vorteils bei überschüssigen P-Konzentrationen ist die Entwicklung der Nostocales in den Enclosures mit Sediment bei zunehmenden P-Konzentrationen ebenfalls negativ und die der Oscillatoriales positiv. Konkurrenz um die Ressource Phosphor scheint demnach eine untergeordnete Rolle zu spielen, weshalb Phosphor hier als relevanter Steuerfaktor für die negative Entwicklung der Nostocales ausgegrenzt werden kann. Diese Aussage relativiert sich jedoch unter Berücksichtigung von synergistischen Effekten im Zusammenhang mit der Stickstoffernährung. De Nobel *et al.* (1997) fanden in Experimenten zum P-limitierten Wachstum bei Bedingungen von N_2 -Fixie-

rung für *Aphanizomenon* und *Anabaena* deutlich niedrigere maximale Wachstumsraten und Affinitäten gegenüber Phosphor im Vergleich zu anderen Literaturangaben (siehe Tab. 2 und 3). In Situationen von N₂-Fixierung verschiebt sich demnach der Konkurrenzvorteil um die Ressource Phosphor zugunsten der Oscillatoriales. Allerdings ist dies weniger relevant, solange Stickstoff limitierend auf die Produktion bzw. das Wachstum wirkt. In solchen Situationen stellt die Fähigkeit zur N₂-Fixierung in erster Linie einen Konkurrenzvorteil dar. Die niedrigen Stickstoff-Konzentrationen zu Versuchsbeginn zusammen mit dem Befund, daß zumindest in den Enclosures ohne Sediment N₂-Fixierung stattfindet (siehe Kapitel 3.3.2.1 und 3.3.5.3), können als Hinweis dafür gewertet werden, daß gebundener Stickstoff produktions- bzw. wachstumslimitierend wirksam war. Hierüber würde sich der hohe Anteil der Nostocales zu Versuchsbeginn erklären lassen. Die negative Entwicklung der Nostocales in den Enclosures ohne Sediment verdeutlicht jedoch, daß dieser Konkurrenzvorteil im Verlauf des Versuches nicht zum Tragen kommt. In den anderen Versuchskompartimenten muß außerdem die Fähigkeit bei der Konkurrenz um gelösten anorganischen Stickstoff für die Dynamik der Nostocales im Vergleich zu den Oscillatoriales berücksichtigt werden. Aus den Literaturangaben zum Wachstum bei N-Limitation (Tab. 3) gehen jedoch keine relevanten Unterschiede zwischen den maximalen Wachstumsraten hervor. Unter Bedingungen von gepulsten bzw. überschüssigen Nitrat- bzw. Ammonium Einträgen wäre daher keine unterschiedliche Entwicklung zu erwarten. Anhand von Freilandbeobachtungen postulieren Blomqvist *et al.* (1994) allerdings, daß für den Erfolg von nicht-N-fixierenden Cyanobakterien ausreichende Ammonium-Konzentrationen ausschlaggebend sind, während N-Fixierer unter Bedingungen von Nitrat- und Ammonium-Mangel begünstigt werden. Dies stimmt mit den hier vorgefundenen Bedingungen überein, unter denen die Zunahme der TN-Konzentrationen auf den Eintrag von Ammonium zurückgeführt werden konnte, während Nitrat im Bereich der Nachweisgrenze lag. Der Befund, daß N-Fixierer im Vergleich zu Oscillatoriales bei niedrigen Nährstoffkonzentrationen Dominanzen ausbilden, steht generell in Einklang mit Freilandbeobachtungen. Beispielsweise fand Schreurs (1992) bei der Auswertung von limnologischen Parametern aus 80 niederländischen Gewässern über mehrere Jahre unterschiedliche Dominanzen von Cyanobakterien in Abhängigkeit von den Nährstoffkonzentrationen. Dabei konnte er Dominanzen von *Anabaena* im Vergleich zu *Oscillatoria* aber auch *Aphanizomenon* signifikant niedrigeren Konzentrationen von gelöstem anorganischem Stickstoff zuordnen. In Relation zu Gesamtstickstoff traten Dominanzen sowohl von *Anabaena* als auch von *Aphanizomenon* am häufigsten bei vergleichsweise niedrigen Konzentrationen (1800-2800 µg N L⁻¹) als *Oscillatoria* (2800-3300 µg N L⁻¹) auf. Nur geringe Unterschiede im Vorkommen dieser Gruppen konnte Schreurs (1992) für Phosphor feststellen. Dominanzen von *Aphanizomenon* und *Anabaena* traten am häufigsten bei TP-Konzentrationen von 150 bis 240 µg L⁻¹ und *Oscillatoria* bei 220-260 µg L⁻¹. Keine Unterschiede wurden bei der mittleren Häufigkeiten ihrer Dominanz in Relation zur gelösten Phosphorfraktion gefunden. Allerdings wurden Dominanzen für *Oscillatoria* noch bei den

niedrigsten Konzentrationen von 0-10 $\mu\text{g SRP L}^{-1}$ relativ häufig ermittelt, während *Aphanizomenon* bei diesen Konzentrationen selten und *Anabaena* nie Dominanzen ausbildete.

Im Folgenden soll nun die Bedeutung der Nährstoffkonzentrationen auf die unterschiedliche Entwicklung von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii*, die im Vergleich zur Entwicklung der Nostocales bisher als Oscillatoriales zusammengefaßt wurden, diskutiert werden. Die Literaturangaben zum Wachstum bei P-Limitation (Tab. 2) lassen erwarten, daß *L. redekei*, aufgrund ihrer höheren maximalen Wachstumsraten (μ_{max} : 0,80-0,95 d^{-1}), gegenüber *P. agardhii* (μ_{max} : 0,50-0,86 d^{-1}) bei ausreichendem Phosphor-Angebot konkurrenzstärker ist. Umgekehrt lassen die höheren Affinitäten für Phosphor von *P. agardhii* (μ_{max}/K_s : 15,6-40,0 $\mu\text{M P}^{-1} \text{d}^{-1}$) und ihre niedrigen Zellquoten (Q_0 : 0,040-0,087 $\mu\text{M P mg}^{-1}$) erwarten, daß diese bei Phosphor-Limitation gegenüber *L. redekei* (μ_{max}/K_s : 1,6-8,9 $\mu\text{M P}^{-1} \text{d}^{-1}$; Q_0 : 0,305 $\mu\text{M P mg}^{-1}$) konkurrenzstärker ist. Entgegen dieser Erwartung wurde hier die größte rückläufige Entwicklung von *Limnothrix* spp. in den durchmischten Enclosures ermittelt, in denen der höchste Anstieg der DIP-Konzentrationen stattfand, weshalb davon ausgegangen werden kann, daß DIP hier im Überfluß vorhanden war. Geht man umgekehrt von einer möglichen Phosphor-Limitation in der ersten Versuchshälfte aus, läßt sich nicht erklären, warum sich *P. agardhii* in dieser Phase langsamer entwickelte als *Limnothrix* spp. Dieser Widerspruch läßt sich indirekt als Hinweis darauf werten, daß sich *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* nicht aufgrund ihrer verschiedenen Eigenschaften bei der Konkurrenz um Phosphor unterschiedlich entwickeln und deshalb Phosphor als relevante Steuergröße hier ausgeschlossen werden kann. Dies ist wiederum konform mit der eingangs gegebenen Interpretation der Ergebnisse, wonach in erster Linie Licht und Stickstoff relevante Steuergrößen darstellen.

Anhand der Literaturangaben zum Wachstum bei Nitrat-Limitation (Tab. 3) lassen sich für *L. redekei* und *P. agardhii* die gleichen Strategien um diese Ressource herleiten wie für Phosphor. Da Nitrat hier während der gesamten Versuchszeit in Konzentrationen im Bereich der Nachweisgrenze vorlag, ist dies vergleichsweise weniger relevant als die Nutzung von Ammonium, das hier den größten Anteil an den DIN-Konzentrationen ausmacht. Nach den beiden Untersuchungen zum Wachstum bei Ammonium-Limitation (Tab. 3) beträgt die maximale Wachstumsrate für *L. redekei* 0,92 d^{-1} und für *P. agardhii* 0,84 d^{-1} . Diese Werte sind unter Berücksichtigung der möglichen Varianz aufgrund unterschiedlicher Randbedingungen der Experimente als gleich groß zu betrachten. Sie lassen keine Schlüsse über deutliche unterschiedliche Konkurrenzfähigkeiten bei hohen Ammonium-Konzentrationen zu. Dagegen läßt sich aus den unterschiedlichen Literaturangaben zur Affinität gegenüber Ammonium ein Konkurrenzvorteil für *P. agardhii* (μ_{max}/K_s : 0,76 $\mu\text{M N mg}^{-1}$) im Vergleich zu *L. redekei* (μ_{max}/K_s : 0,18 $\mu\text{M N mg}^{-1}$) bei Ammonium-Limitation herleiten. Damit läßt sich, unter der Annahme, daß in allen Versuchskompartimenten das Wachstum der Cyanobakterien N-limitiert war, die Ausbildung der Dominanz von *P. agardhii* erklären. Gleichzeitig wurde aber die größte Zunahme im Biovolumen von *P. agardhii* in den durchmischten Enclosures bei den höchsten DIN-Konzentrationen ermittelt.

Tabelle 2: Literaturangaben zu maximalen Wachstumsraten (μ_{\max} , d⁻¹) und Affinitäten (μ_{\max}/K_s , $\mu\text{M P}^{-1} \text{d}^{-1}$; K_s : Halbsättigungskonstante, $\mu\text{M P}$), maximalen P-Aufnahmeraten (V_{\max} , d⁻¹) und Affinitäten (V_{\max}/K_m , $\mu\text{M P}^{-1} \text{d}^{-1}$; K_m : Halbsättigungskonstante, $\mu\text{M P mg}^{-1}$ Trockengewicht) sowie minimale Zellquoten (Q_o , $\mu\text{M P mg}^{-1}$ Trockengewicht) und Speicherkapazität (Q_{\max}/Q_o) für P-limitiertes Wachstum bei Temperaturen von 20-25°C und Lichtsättigung. Verändert und ergänzt nach Schreurs (1992).

Cyanobakterien	μ_{\max}	μ_{\max}/K_s	V_{\max}	V_{\max}/K_m	Q_o	Q_{\max}/Q_o	Quelle
<i>Planktothrix agardhii</i>			201,4	173,6	0,087	5,2	Zevenboom 1980
	0,86	28,7					Van Liere 1979
	0,72	40,0	220,4	137,8			Riegman & Mur 1984
	0,50	15,6					Ahlgren 1977
	0,79						Post <i>et al.</i> 1981
	0,50	16,1			0,040	8,1	Ahlgren 1978
					0,071	4,5	Riegman 1985
<i>Limnothrix redekei</i>	0,80	8,9			0,305	9,1	Feyerabend 1981
	0,87						Wernicke & Nicklisch 1986
	0,95	1,6					Nicklisch <i>et al.</i> 1981
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1,41	29,4			0,033	12,6	Uehlinger 1981
	0,86						Zevenboom <i>et al.</i> 1983
		0,9*					De Nobel <i>et al.</i> 1997*
<i>Anabaena flos-aque</i>	0,89	89,0	253,2	220,2			Gotham & Rhee 1981
			372,0	132,9			Nalewajko & Lean 1978
<i>Anabaena variabilis</i>	1,15	35,9	475,0	431,8	0,042	11,5	Healy 1973
	1,15	41,2					Healy & Hendzel 1975
<i>Anabaena spec.</i>		2,3*					De Nobel <i>et al.</i> 1997*

* die Kulturen wuchsen unter Bedingungen von N₂-Fixierung

Tabelle 3: Literaturangaben zu maximalen Wachstumsraten (μ_{\max} , d⁻¹) und Affinitäten (μ_{\max}/K_s , $\mu\text{M N}^{-1} \text{d}^{-1}$; K_s : Halbsättigungskonstante, $\mu\text{M N}$) sowie maximalen N-Aufnahmeraten (V_{\max} , d⁻¹) und Affinitäten (V_{\max}/K_m , $\mu\text{M N}^{-1} \text{d}^{-1}$; K_m Halbsättigungskonstante, $\mu\text{M N mg}^{-1}$ Trockengewicht) für Nitrat- bzw. Ammonium-limitiertes Wachstum bei Temperaturen von 20-25°C und Lichtsättigung. Verändert und ergänzt nach Schreurs (1992).

Cyanobakterien	Nitrat				Ammonium				Quelle
	μ_{\max}	μ_{\max}/K_s	V_{\max}	V_{\max}/K_m	μ_{\max}	μ_{\max}/K_s	V_{\max}	V_{\max}/K_m	
<i>Planktothrix agardhii</i>	0,86	0,72	2,4 - 8,2	0,4-1,2	0,84	0,76	6,6	0,82	Zevenboom 1980
	0,86	0,29							Van Liere 1977
	0,52	15,56							Ahlgren 1977, 1985
<i>Limnothrix redekei</i>	0,92	0,08			0,92	0,18			Nicklisch <i>et al.</i> 1981
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0,86								Zevenboom <i>et al.</i> 1983
	0,56								Ward & Wetzel 1980
					0,80				De Nobel <i>et al.</i> 1997
<i>Anabaena flos-aque</i>									
<i>Anabaena spec.</i>					1,20				De Nobel <i>et al.</i> 1997

Insgesamt läßt sich die unterschiedliche Entwicklung von *Limnithrix* spp. und *P. agardhii* anhand der Werte zu Wachstumsparametern bei P- und N-Limitation nicht befriedigend erklären, sondern steht eher im Widerspruch zu diesen Ergebnissen. Allerdings muß berücksichtigt werden, daß die Ergebnisse aus Kulturexperimenten mit *L. redekei* nicht unbedingt auf alle *Limnithrix*- und *Pseudanabaena*-Species, die hier als *Limnithrix* spp. gemeinsam betrachtet wurden, übertragbar sind. Darüber hinaus sei hier nochmals angemerkt, daß Ergebnisse aus Kulturversuchen zum Wachstum bei N-Limitation nur in begrenztem Umfang vorliegen. Maximale Aufnahmeraten, minimale Zellquoten sowie Speicherkapazitäten, die besonders für die Beurteilung der Konkurrenzfähigkeit bei Nährstoffpulsen von Bedeutung sind, liegen nicht vor.

Nährstoffpulse scheinen jedoch hier von ausschlaggebender Bedeutung zu sein. *P. agardhii* war zwar in allen Versuchskompartimenten gegenüber *Limnithrix* spp. konkurrenzstärker (Abb. 22), ihr Konkurrenzvorteil erhöht sich aber deutlich unter Bedingungen von Nährstoffpulsen in den durchmischten Enclosures. In Übereinstimmung mit dieser Beobachtung stehen Ergebnisse aus Konkurrenzexperimenten bei Nährstoffpulsen. Bei gepulster Zugabe von Stickstoff fand Nicklisch (1994) eine größere Zunahme der Biovolumina von *P. agardhii* im Vergleich zu *L. redekei*, deren Biovolumina zwischen den Pulsen schneller abnahmen. Ducobu (1998) konnte bei gepulster Zugabe von Phosphor zeigen, daß *P. agardhii* konkurrenzschwächer ist gegenüber *Prochlorothrix hollandica* (Prochlorophyta, Lewin 1976). *Prochlorothrix hollandica* hat im Vergleich zu *P. agardhii* niedrigere maximale Wachstumsraten aber höhere Affinitäten und maximale Aufnahmeraten für Phosphor. Theoretisch müßte bei einer Wiederholung des Experimentes von Ducobu (1998) mit *P. agardhii* und *L. redekei* letztere unterlegen sein, da in diesem Fall *P. agardhii* im Vergleich zu *L. redekei* niedrigere maximale Wachstumsraten, aber deutlich höhere Affinitäten gegenüber Phosphor hat.

3.3.6.2 Welchen Einfluß hat die Lichtintensität auf die Entwicklung der Cyanobakterien?

Der Befund, daß N₂-Fixierer mit abnehmender Lichtintensität gegenüber Oscillatoriales konkurrenzschwächer sind, steht in Einklang mit Ergebnissen aus Kulturexperimenten zur Wachstumsphysiologie und Freilandbeobachtungen. Aus Kulturexperimenten geht hervor, daß *Limnithrix redekei* und *P. agardhii* bereits zwischen 50 und 100 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Foy 1983, Nicklisch und Kohl 1989) maximale Wachstumsraten erreichen. Dagegen werden maximale Wachstumsraten unter vergleichbaren Bedingungen von *C. raciborskii* erst bei 200 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht (Shafik *et al.* in press), von *Aphanizomenon flos-aquae* zwischen 102 - 110 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Gentile & Maloney 1969, Uehlinger 1981). Darüber hinaus erhöhen sich die Lichtansprüche bei N₂-Fixierung. Zevenboom (1983) fand für *Aphanizomenon flos-aquae*, die nur mit molekularen Stickstoff kultiviert wurde, maximale Wachstumsraten erst bei 180 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ward & Wetzel (1980) fanden in Kulturversuchen mit *Aphanizomenon flos-aquae* bei unterschied-

lichen Lichtintensitäten und Stickstoffquellen die höchsten Wachstumsraten, wenn die Kulturen mit $\text{NH}_4\text{-N}$ versorgt wurden, gefolgt von $\text{NO}_3\text{-N}$ und $\text{N}_2\text{-N}$. Bei den niedrigsten getesteten Lichtintensitäten von 150-200 Lux wuchsen die Kulturen, die nur mit molekularem Stickstoff versorgt wurden, als einzige nicht mehr. De Nobel *et al.* (1997) fanden bei N_2 -Fixation eine Verminderung der maximalen Wachstumsraten bei *Aphanizomenon* um 33 % und bei *Anabaena* um 20 % im Vergleich zu den Wachstumsraten bei $\text{NH}_4\text{-N}$ Angebot. Zevenboom *et al.* (1981) konnten unter Bedingungen von Lichtlimitation eine nicht heterocystenbildende Mutante von *Aphanizomenon flos-aquae* isolieren. Die niedrigeren Wachstumsraten bei N_2 -Fixierung werden allgemein auf die dazu benötigten hohen Energiekosten zurückgeführt: Ein großer Teil der bei der Photosynthese gewonnenen Energie wird für die Differenzierung und Erhaltung der Heterocysten sowie für die Reduktion von molekularem Stickstoff zu Ammonium benötigt (Bothe 1982, Pearl 1990, Zevenboom & Mur 1980, Turpin *et al.* 1985). Die höheren Lichtansprüche von N-Fixierern im Vergleich zu Arten der Gattung *Oscillatoria* werden auch durch Freilandbeobachtungen bestätigt. Schreurs (1992) fand unterschiedliche Dominanzen von Cyanobakterien in Abhängigkeit von den Lichtbedingungen anhand des Verhältnisses von euphotischer Zone z_{eu} zur Durchmischungstiefe z_{mix} (der Lichtgenuß des Phytoplanktons erhöht sich mit zunehmendem Quotienten von $z_{\text{eu}}/z_{\text{mix}}$). Dominanzen von *Oscillatoria* traten bei einem $z_{\text{eu}}/z_{\text{mix}}$ von 0,2-0,3 am häufigsten auf und wurden bei zunehmenden Quotienten seltener. Umgekehrt nahm die Häufigkeit in der Dominanz von *Aphanizomenon flos-aquae* bis zu einem $z_{\text{eu}}/z_{\text{mix}}$ von 0,6-0,8 zu. Signifikant häufiger war die Dominanz von *Anabaena spec.* bei Quotienten aus $z_{\text{eu}}/z_{\text{mix}}$ von 0,6-0,8 und größer. Bei der Abwägung der Bedeutung von Licht und Nährstoffen für die Konkurrenzfähigkeit von N_2 -Fixierern sind schließlich auch synergistische Effekte dieser beiden Steuergrößen zu berücksichtigen. Bedingungen von zunehmenden Nährstoffkonzentrationen sind meist mit einer Abnahme der Lichtintensität verbunden, da sich als Folge von zunehmenden Nährstoffkonzentrationen das Phytoplanktonbiovolumen erhöht oder, wie es hier beobachtet wurde, die Chlorophyll *a*-Konzentrationen ansteigen und zu einer Erhöhung der Lichtattenuation führen. Der Konkurrenzvorteil von N-Fixierern bezüglich der Nährstoffressourcen wird dabei zunehmend überlagert durch ihren Konkurrenznachteil bei niedrigeren Lichtintensitäten.

Diffiziler ist die Beurteilung des Einflusses der Lichtintensität auf die Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnathrix* spp. Als Trend wird aus Kulturexperimenten deutlich, daß *L. redekei* niedrigere Lichtintensitäten in Kombination mit niedrigen Temperaturen besser nutzen kann und bei steigender Lichtintensität und Temperatur die Konkurrenzfähigkeit von *P. agardhii* gegenüber *L. redekei* zunimmt:

L. redekei kann sich durch chromatische Adaptation sehr effektiv an niedrige Lichtintensitäten anpassen (Meffert 1989, Kohl & Nicklisch 1981) und besitzt gegenüber *P. agardhii* eine höhere Lichtabsorption pro Biovolumen (Nicklisch & Kohl 1989). Daraus wird verständlich, daß *L. redekei* bei Lichtintensitäten unter $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und Temperaturen bis 20°C schneller

als *P. agardhii* wächst (Foy 1983, Nicklisch & Kohl 1989). Nach Foy (1983) kann sich *L. redekei* besser an eine kurze tägliche Beleuchtungsdauer (3 h) anpassen als *P. agardhii*. Dieser Befund wird bestätigt durch Ergebnisse von Post *et al.* (1986), nach denen *P. agardhii* erst bei einer täglichen Beleuchtungsdauer von 16 h maximale Wachstumsraten erreicht. Allerdings konnten Nicklisch & Kohl (1989) zeigen, daß die Wachstumsraten von *L. redekei* bei zunehmender Beleuchtungsdauer generell höher sind im Vergleich zu *P. agardhii*. Gleiche Wachstumsraten von *L. redekei* und *P. agardhii* fanden Nicklisch & Kohl (1989) bei kurzzeitigem Helldunkelrhythmus (15:15 min bzw. 5:15 min hell : dunkel). Höhere Wachstumsraten von *P. agardhii* im Vergleich zu *L. redekei* ermittelte Foy (1983) bei Temperaturen von 23°C und Lichtintensitäten größer $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Gleichzeitig ist *L. redekei* im Vergleich zu *P. agardhii* weniger resistent gegenüber hohen Lichtintensitäten und Temperaturen. Foy *et al.* (1976) fanden eine Verminderung der Wachstumsrate von *L. redekei* bei Lichtintensitäten größer $30 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (bei 10°C und 6h/18h hell/dunkel) bzw. größer $35 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (bei 20°C und 6h/18h hell/dunkel), während sie für *P. agardhii* bei diesen Bedingungen keine Abnahme der Wachstumsraten beobachteten. Darüber hinaus reagiert *L. redekei* bei hohen Lichtintensitäten (Meffert 1973, 1989b) und Temperaturen größer 30°C mit Zellysis (Foy *et al.* 1976).

Überträgt man die Ergebnisse aus den Kulturexperimenten auf die Lichtbedingungen während des Enclosure-Experimentes, so lassen sich sowohl Hinweise für bessere Wachstumsbedingungen von *Limnithrix* spp. als auch für *P. agardhii* finden:

Die Beleuchtungsdauer, für die hier die täglichen Sonnenscheinstunden herangezogen werden können, die durchschnittlich 9,5 h betrugen, müßte die Entwicklung von *Limnithrix* spp. begünstigt haben. Anhand der berechneten mittleren Lichtintensitäten I^* (Kap. 3.3.4), die zu Beginn $50\text{--}60 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ betrugen und in der zweiten Versuchshälfte auf Werte zwischen $30\text{--}40 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sanken, müßte *Limnithrix* spp. generell über die gesamten Versuchszeit und im Besonderen in der zweiten Versuchshälfte gegenüber *P. agardhii* begünstigt gewesen sein. Aufgrund der hohen mittleren Wassertemperaturen von 23–24°C, die in Abhängigkeit von der Tageszeit und der Wassertiefe im Bereich von 21–26,5°C lagen (Abb. 16), relativiert sich der Vorteil von *Limnithrix* spp. Zudem muß berücksichtigt werden, daß in zwei Enclosure-Typen während der gesamten Versuchszeit Stagnation der Wassersäule herrschte und in dem dritten Enclosure-Typ die Stagnation nur alle 2 Tage für wenige Minuten unterbrochen wurde. Unter solchen Bedingungen muß der Lichtintensität im Vertikalprofil der Wassersäule größere Bedeutung zugemessen werden. Hierzu sind für verschiedene Tageszeiten exemplarisch 3 charakteristische Lichtprofile in Abbildung 24 dargestellt. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Foy (1983) wurden die Tiefen markiert, bis zu denen die Lichtintensität mehr als $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ beträgt und nach Foy *P. agardhii* im Vergleich zu *L. redekei* schneller wächst. Diese reichen von ca. 0,40 m während der Morgenstunden, über ca. 0,55 m während der Vormittagsstunden und bis zu ca. 0,70 m während der Mittagsstunden. Nach diesen Überlegungen scheint *P. agardhii* aufgrund der Lichtbedingungen gegenüber *Limnithrix* spp. begünstigt zu sein. Vergleichsweise kürzer sind die Zeitspannen, in denen sich die Lichtbe-

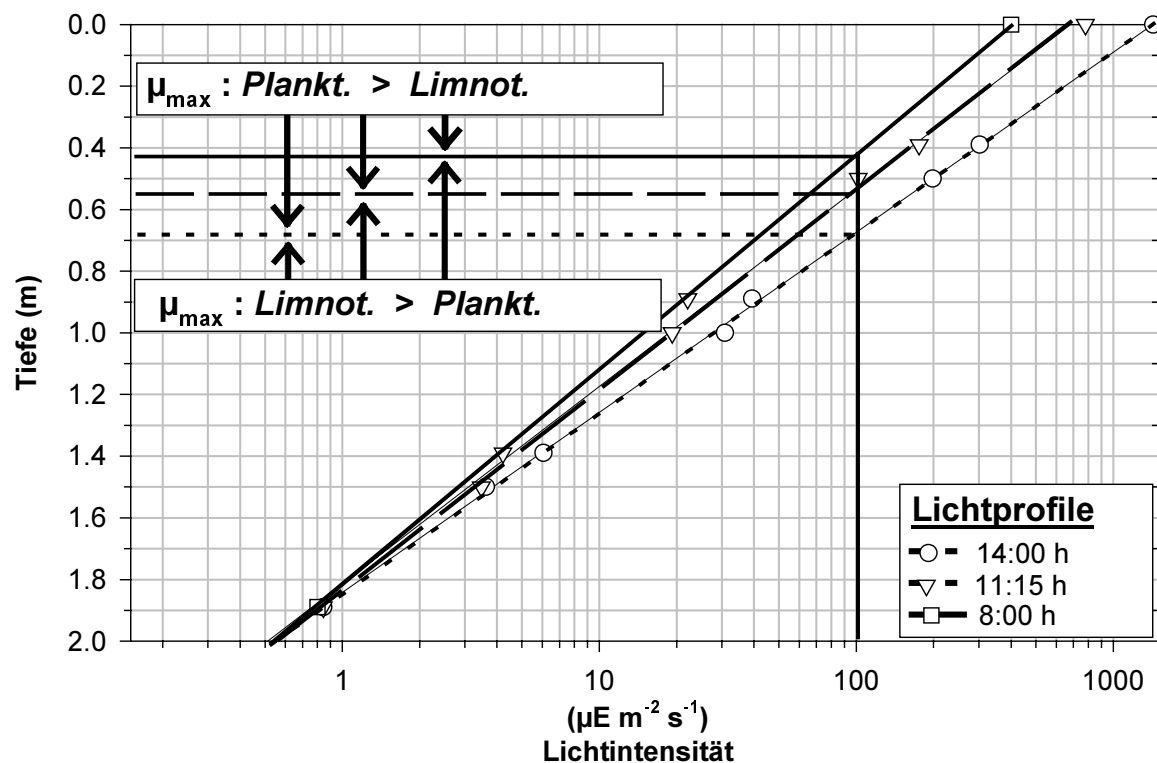


Abbildung 24: Logarithmische Darstellung von Vertikalprofilen der Lichtintensität aufgenommen am 18.08.97 um 8:00 h, 11:15 h und 14:00 h. Horizontale Linien markieren die Tiefen, bis zu denen die Lichtintensität Werte größer $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ beträgt. Die Annahme, daß *L. redekei* bei Lichtintensitäten kleiner $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kleiner maximale Wachstumsraten (μ_{max}) aufweist als *P. agardhii* und umgekehrt, geht auf Ergebnisse von Fov (1983) zurück.

dingungen, die durch die Durchmischung erzeugt wurden, auswirken können. Während der Durchmischung, mit der ein sehr kurzer hell/dunkel Rhythmus erzeugt wurde, sind, aufgrund der Ergebnisse von Nicklisch und Kohl (1989), gleich gute Wachstumsbedingungen für *Limnotherix* spp. und *P. agardhii* zu erwarten. Allerdings dauerte dieses Ereignis nur wenige Minuten an und war gleichzeitig mit einer Verminderung der Lichtintensität aufgrund der Sedimentresuspension verbunden (Kap. 3.3.4). Daher ist zu erwarten, daß nach der Durchmischung kurzzeitig die Entwicklung von *Limnotherix* spp. begünstigt war. Auch das Zerstören von vertikalen Einschichtungen der Phytoplankter entlang des Lichtgradienten durch die Durchmischung kann nur einen geringen Einfluß ausgeübt haben, wenn man die Ergebnisse zur diurnalen Rhythmik (Kap. 3.3.3) berücksichtigt, nach denen sich sehr schnell wieder Einschichtungen ausbilden. Dagegen könnten in diesen Enclosures während der überwiegenden Phasen ohne Turbulenz sowie in allen anderen Enclosures über die gesamte Versuchszeit vertikale Einschichtungen entlang des Lichtgradienten von Bedeutung sein. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß sich anhand der Ergebnisse aus Kulturexperimenten die eingangs gezogene Schlußfolgerung bestätigen läßt, nach der in den Lichtbedingungen nicht die

primäre Ursache für die unterschiedliche Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. während des Enclosure-Experimentes zu sehen ist.

Im Vergleich zu anderen Interpretationen von Freilandbeobachtungen ist diese These teils konträr. Überwiegend werden für *Limnothrix* spp. Dominanzen im Winter- und Frühjahr beschrieben und ein Wechsel in der Dominanz zu *P. agardhii* während der Sommermonate (z.B. Berger 1975, Berger & Sweers 1988, Chorus 1989, Meffert, 1975 u. 1989). Die Frühjahrsdominanz von *Limnothrix* spp. wird dabei in erster Linie auf ihre vergleichsweise höheren Wachstumsraten bei niedrigeren Lichtintensitäten und Sonnenscheinstunden sowie niedrigeren Temperaturen erklärt. Die Dominanz von *P. agardhii* wird umgekehrt aufgrund ihrer Vorteile gegenüber *Limnothrix* spp. bei hohen Temperaturen und Lichtintensitäten erklärt. Übereinstimmend hiermit wurde in Kapitel 3.2 die Steuerung der Entwicklung von *Limnothrix* spp. und *P. agardhii* im Winter und Frühjahr ebenfalls auf die Temperatur und Lichtbedingungen zurückgeführt. Konträr zu den Interpretation aus den anderen Freilandbeobachtungen ist jedoch hier der Befund, daß während der Sommermonate die Lichtintensität nicht an erster Stelle für den Erfolg von *P. agardhii* gegenüber *Limnothrix* spp. in Frage kommt, sondern das Resultat unterschiedlicher Nährstoffbedingungen ist.

3.3.6.3 Welchen Einfluß haben Temperatur und pH-Wert auf die Entwicklung der Cyanobakterien

Zwischen den Versuchskompartimenten treten über die Versuchszeit keine Unterschiede in der mittleren Wassertemperatur auf (Abb. 14). Diese kann daher als Ursache für die beobachteten Unterschiede in der Entwicklung des Phytoplanktons zwischen den Versuchskompartimenten ausgeschlossen werden. Ferner war die mittlere Wassertemperatur über die Versuchszeit, mit Ausnahme der letzten 4 Versuchstage, mit Werten zwischen 23 und 24°C gleichbleibend. Daher scheidet sie auch als primärer regulativer Parameter für den Rückgang der Nostocales bei gleichzeitiger Zunahme der Oscillatoriales, der in allen Versuchskompartimenten beobachtet wurde, aus. Für das Wachstum der dominanten Cyanobakterien-Arten lag die Wassertemperatur generell in einem annähernd optimalen Bereich, der für *P. agardhii* 25°C (Ahlgren 1978) bzw. 30°C (Foy *et al.* 1976) beträgt und für *Limnothrix redekei* sowie für *A. gracile* 25°C (Foy *et al.* 1976). In Anbetracht dieser Tatsache lassen sich die teilweise hohen Änderungsraten (Abb. 23) der Biovolumina erklären, die hier für *P. agardhii* maximal 1,2 d⁻¹ und für *Limnothrix* spp. maximal 1,1 d⁻¹ betrugen und damit den maximalen Wachstumsraten nahe kommen, die nach Ergebnissen von Foy *et al.* (1976) aus Kulturexperimenten bei 25°C und optimalen Licht- und Nährstoffbedingungen 1,6 d⁻¹ für *P. agardhii* und 1,7 d⁻¹ für *Limnothrix redekei* betragen.

Der pH-Wert ist, wie die Temperatur, über die Versuchszeit annähernd gleichbleibend (Abb. 14), daher scheidet auch er als primärer regulativer Parameter für den Rückgang der Nostocales bei gleichzeitiger Zunahme der Oscillatoriales aus. In den durchmischten Enclosu-

res war der pH-Wert mit durchschnittlich 7,8 geringfügig niedriger als in den anderen Versuchskompartimenten mit durchschnittlich 8,5. Zusätzlich wurde durch die Durchmischung der vertikale Gradient des pH-Wertes für kurze Zeit aufgehoben, dabei wurde dieser in der oberen Hälfte der Wassersäule bis zu 0,6 Einheiten erniedrigt. Einhergehend mit niedrigeren pH-Werten ist von einem höheren Anteil von gelöstem CO₂ auszugehen, was bereits in Kapitel 3.2.3.4 ausführlich erörtert wurde. In den durchmischten Enclosures kann daher für die ersten Versuchstage und zusätzlich für eine kurze Zeitspanne nach jeder Durchmischung, von einem im Vergleich zu den anderen Versuchskompartimenten höheren CO₂-Angebot ausgegangen werden. Da die Unterschiede in den pH-Werten sowie dem CO₂-Angebot jedoch nur geringfügig bzw. von kurzer Dauer waren, ist es unwahrscheinlich, daß die unterschiedliche Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnithrix* spp. primär hierauf zurückzuführen sind.

3.3.7 Dynamik der Microcystin-Konzentrationen in den verschiedenen Versuchskompartimenten

Die folgenden Microcystinvarianten wurden dedektiert: Microcystin -RR-Variante 1 (12.9 min) und Microcystin -RR-Variante 2 (13.6 min), wobei erstere mit durchschnittlich 80% den größten Anteil an der Gesamtmicrocystin-Konzentration ausmacht sowie zwei weitere Varianten mit einem Peak bei 20 min und bei 22.5 min, die bisher nicht näher analysiert werden konnten und im folgenden mit MC-20.0 und MC-20.5 abgekürzt werden.

Die Gesamtmicrocystin-Konzentration sowie die Konzentration der beiden Microcystin -RR-Varianten nimmt in allen Versuchskompartimenten über die Versuchszeit kontinuierlich zu (Abb. 25). Die Varianten MC-20.0 und MC-20.5 traten erst in der zweiten Versuchshälfte auf. Unterschiede zwischen den Versuchskompartimenten bezüglich der Konzentration der beiden Microcystin-RR-Varianten, die sich auch in der Gesamtmicrocystin-Konzentration widerspiegeln, traten in der zweiten Versuchshälfte auf, in der die Enclosures mit Sedimenteinfluß deutlich höhere Konzentrationen aufweisen.

3.3.7.1 Auf welche Cyanobakterien sind die Microcystine zurückzuführen ?

Ein Vergleich des Verlaufs der Gesamtmicrocystin-Konzentrationen (Abb. 24) mit dem der Biovolumina der verschiedenen Cyanobakterien (Abb. 20) zeigt die größte Übereinstimmung mit dem Verlauf des Biovolumens von *P. agardhii*. Die Microcystine werden daher hier auf *P. agardhii* zurückgeführt. Dies steht in Übereinstimmung mit den Ergebnissen aus Kapitel 3.2, in dem bereits gezeigt wurde, daß die Microcystine im Langen See durch *P. agardhii* gebildet werden, während *Limnithrix* spp. generell als microcystinbildende Art ausgeschlossen werden konnte, und Nostocales nur für einen geringen Anteil an den Microcystin-Konzentrationen verantwortlich gemacht wurden. Da der Verlauf der Nostocales in dem Enclosure-Experiment in allen Versuchskompartimenten gegensinnig zum Verlauf der Microcystin-Konzentrationen ist, werden diese hier völlig als Microcystinbildner ausgeschlossen. Darüber

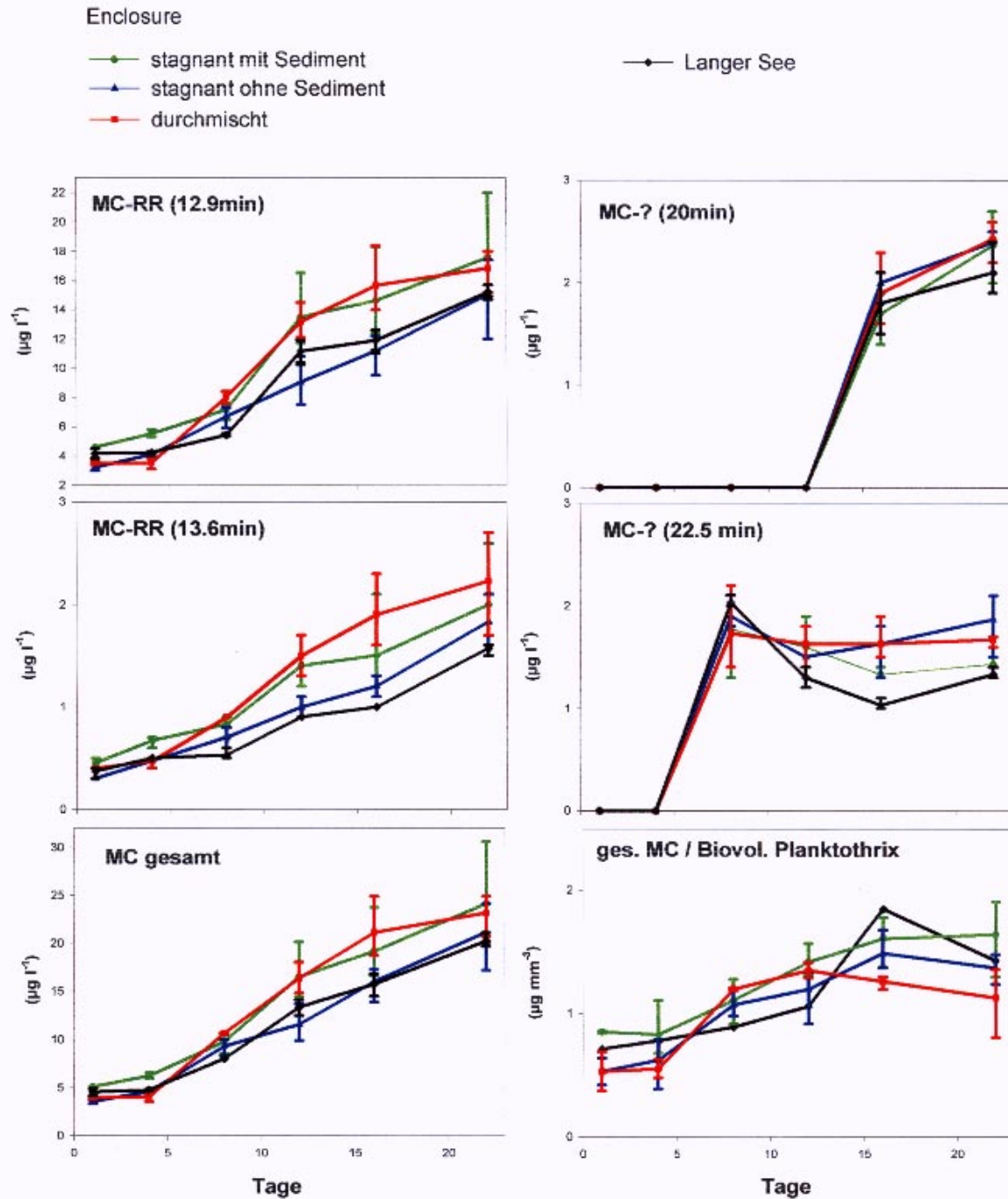


Abbildung 25: Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der verschiedenen Microcystin (MC)-Varianten und der Gesamtmicrocystin-Konzentration (MC gesamt) sowie des Microcystingehaltes von *P. agardhii* für die Enclosure und den Langer See (Fehlerbalken = Minimal- und Maximal-Werte, N = 3).

hinaus wird die hier getroffene Zuordnung der Microcystine zu *P. agardhii* sowie der Ausschluß anderer potentiell microcystinbildenden Arten - wie *Anabaena* spp. - untermauert durch Untersuchungen von Fastner *et al.* (in press), Rapala *et al.* (1997) und Luukkainen *et al.* (1993), nach denen einzelnen Cyanobakterien-Arten charakteristische Microcystinmuster zugeordnet werden können, wobei demethylierte Microcystin-RR-Varianten als Hauptkomponenten im Microcystinmuster von *P. agardhii* auftreten, während für *Anabaena* spp. neben Microcystin-RR vor allem Microcystin-LR als Hauptkomponente ermittelt wurden. Der Befund, daß *P. agardhii* Microcystine bildet, steht in Übereinstimmung mit zahlreichen Ergebnissen aus Untersuchungen anderer Autoren (z.B. Fastner *et al.* 1998, Skulberg *et al.* 1993, Meriluoto *et al.* 1989, Sano & Kaya 1995).

3.3.7.2 Welche Faktoren beeinflussen die Microcystin-Konzentration im Gewässer ?

Da die Microcystin-Konzentrationen für die Proben aus dem Enclosure-Experiment aus einem Aliquot aus der gleichen Wassermischprobe bestimmt wurden wie das Biovolumen der Phytoplankter, die Chlorophyll *a*-Konzentration und die Nährstoffkonzentrationen (siehe Material und Methoden), stellen sie eine exakte Bezugsgröße zu diesen Parametern dar. Im Gegensatz zu den Ergebnissen, die in Kapiteln 3.1 und 3.2 präsentiert wurden, kann daher die Microcystin-Konzentration hier auf diese Parametern bezogen werden.

Aus einem Vergleich des Verlaufs der Gesamtmicrocystin-Konzentration zum Verlauf der Gesamtnährstoff-Konzentrationen (Abb. 10 u. 22) und der Lichtintensität (Abb. 17 u. 22) gehen die folgenden Zusammenhänge hervor: Die Gesamtmicrocystin-Konzentration nimmt wie die TN-Konzentration in allen Versuchskompartimenten über die Versuchszeit zu, während die Lichtintensität über die Versuchszeit in allen Versuchskompartimenten abnimmt. Dies kann als Hinweis darauf gewertet werden, daß die Microcystin-Konzentration im Gewässer durch die Faktoren Licht und / oder TN gesteuert wird. Sie steigt bei zunehmender TN-Konzentration und / oder bei abnehmender Lichtintensität. Ob es sich hierbei um monokausale Beziehungen oder synergistische Effekte handelt, kann auf der Grundlage der vorliegenden Daten nicht geklärt werden. Phosphor kann hier als relevante Steuergröße ausgeschlossen werden, wenn man die Ergebnisse aus den Enclosures ohne Sediment berücksichtigt, in denen keine Zunahme der TP- und DIP-Konzentrationen, aber eine deutliche Zunahme des Microcystingehaltes gemessen wurden. Schließlich stellt sich die Frage, auf welchem Weg die Microcystin-Konzentration im Gewässer gesteuert wird. Dabei müssen zwei Möglichkeiten in Betracht gezogen werden: Entweder findet eine Steuerung der Microcystin-Produktion statt und / oder eine unterschiedliche Steuerung der Entwicklung von toxischen und nicht-toxischen Stämmen von *P. agardhii*.

Nach Untersuchungen von Dittmann *et al.* (1997) an verschiedenen *Microcystis aeruginosa* Stämmen ist die Eigenschaft, Microcystin zu produzieren, genetisch festgelegt und damit stammspezifisch. Demnach müßte eine Differenzierung auf Stammniveau erfolgen, um zu klären, in welcher Relation sich die *P. agardhii* Population aus toxischen und nicht-toxischen Stämmen zusammensetzte und ob sich Umweltfaktoren gleichermaßen oder unterschiedlich

auf die Entwicklung der verschiedenen Stämme auswirkten. Eine solche Differenzierung auf Stammniveau ist bei Freilandpopulation nicht möglich. Daher ist hier nur die restriktive Beurteilung möglich: Wenn der überproportionale Anstieg der Microcystin-Konzentration auf einer Verschiebung in der Relation von toxischen und nicht-toxischen Stämmen beruht, dann wurde die Entwicklung von toxischen Stämmen durch eine Erhöhung der Stickstoffkonzentration und / oder durch eine Verminderung der Lichtintensität begünstigt.

Für den Fall, daß keine relevante Verschiebung in der Stammzusammensetzung von *P. agardhii* stattgefunden hat, kann die überproportionale Zunahme der Microcystin-Konzentration auf eine Steuerung der Microcystin-Produktion zurückgeführt werden. Für diesen Fall wurde die Microcystin-Konzentration auf das Biovolumen von *P. agardhii* bezogen. Der daraus resultierende Microcystingehalt von *P. agardhii* liegt insgesamt in einem Bereich von $0,4 - 1,9 \mu\text{g mm}^{-3}$ (Abb. 25) und beträgt im Mittel $1,1 \mu\text{g mm}^{-3}$. Der Verlauf des Microcystingehaltes zeigt in allen Versuchskompartimenten eine Zunahme während der ersten Versuchshälfte, danach ist ein Abflachen der Kurven zu verzeichnen und in den durchmischten Enclosures sogar eine Abnahme. Daraufhin ist in den durchmischten Enclosures der Microcystingehalt an den letzten beiden Untersuchungsterminen deutlich vermindert im Vergleich zu allen anderen Versuchsansätzen. Für den Microcystingehalt von *P. agardhii* können die gleichen Zusammenhänge mit Umweltfaktoren festgestellt werden wie für die Microcystin-Konzentration im Gewässer. Demnach würde die Microcystin-Produktion gesteigert bei zunehmender Stickstoffkonzentration und / oder abnehmender Lichtintensität. Da Microcystine stickstoffhaltige Zellkomponenten sind, würde sich die Steuerung der Microcystin-Produktion durch die N-Verfügbarkeit erklären lassen, während für den Einfluß von Licht kein offensichtlich kausaler Zusammenhang geschaffen werden kann. Die gleichen Zusammenhänge zwischen Microcystin-Produktion und den Faktoren Licht und Stickstoff und zusätzlich in geringerem Maße für Phosphor fand Sivonen (1990) in Kulturversuchen mit *P. agardhii*. Zu *P. agardhii* liegen keine weiteren Untersuchungen zur Microcystin Produktion vor. Zahlreiche Untersuchungen hierzu wurden hingegen an Kulturen von *Microcystis aeruginosa* durchgeführt. Dabei wurde übereinstimmend mit den hier gewonnenen Ergebnissen eine Verminderung der Microcystin-Produktion bei Stickstofflimitation von Codd & Poon (1988) und Watanabe & Oishi (1985) festgestellt. Letztere fanden zusätzlich eine Verminderung bei Phosphorlimitation. Konträr sind die Ergebnisse von Hesse (1997), die keinen Einfluß von Stickstoff und Phosphor auf die Microcystin-Produktion fand. Ebenfalls unterschiedliche Ergebnisse gehen aus Untersuchungen von anderen Autoren hinsichtlich des Einflusses der Lichtintensität hervor. Eine deutliche Verminderung der Microcystin-Produktion wurde bei abnehmender Lichtintensität unter $40 \mu\text{E m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ festgestellt (Van der Westhuizen *et al.* 1986, Van der Westhuizen & Eloff 1985, Watanabe & Oishi 1985, Utkilen & Gjolme 1992) und bei Starklichtbedingungen (Van der Westhuizen *et al.*, 1986, Utkilen & Gjolme 1992). Dagegen wurde nur eine geringe Verminderung der Microcystin-Produktion bei Schwachlichtbedingungen von Hesse (1997) und kein Einfluß von Licht auf die Microcystin-Produktion von Ewald (1997) festgestellt. Darüber hinaus geht aus den Kulturversuchen mit *Microcystis aeruginosa* hervor, daß die Microcystin-Produktion auch durch Eisenkonzentration (Lyck *et al.* 1996, Kiefer *et al.* 1997, Utkilen & Gjolme 1995), Temperatur und pH-Wert (Van der Westhuizen

et al. 1986, Van der Westhuizen & Eloff 1985) gesteuert wird. Da die mittlere Wassertemperatur und der pH-Wert über die Versuchsdauer annähernd gleichbleibend waren und keine deutlichen Unterschiede zwischen den Versuchskompartimenten beobachtet wurden, wird ein Einfluß dieser Faktoren auf die Microcystin-Produktion hier ausgeschlossen.

Im Zusammenhang mit den hier ermittelten Steuerfaktoren Licht und Stickstoff verwundert der verminderte Microcystingehalt von *P. agardhii* in den durchmischten Enclosures an den letzten beiden Untersuchungsterminen. Dieser läßt sich weder durch einen Vergleich mit dem Verlauf des Attenuationskoeffizienten noch mit dem Verlauf der TN-Konzentrationen erklären. Denkbar wäre, daß in Phasen von schnellem Wachstum, wie sie in den durchmischten Enclosures in dieser Zeit vorlagen, die Produktion von Microcystin zu Gunsten anderer Zellinhaltsstoffe reduziert wird. Diese Interpretation wird gestützt durch Befunde von Watanabe & Oishi (1985), Van der Westhuizen & Eloff (1983) und Van der Westhuizen *et al.* (1988), nach denen der Microcystingehalt von *Microcystis aeruginosa* abhängig ist von der Wachstumsphase, in der sich die Kultur befindet; wobei der Microcystingehalt in der Mitte der exponentiellen Wachstumsphase am niedrigsten ist, bis zu Beginn der stationären Wachstumsphase ansteigt und dann kontinuierlich abnimmt.

Eine bemerkenswerte Tatsache ist schließlich die enge Übereinstimmung zwischen dem Microcystingehalt von *P. agardhii* und dem Chlorophyll *a*-Gehalt des Biovolumens (Abb. 18), aus dem eine gleichsinnige Steuerung der Microcystin - und Chlorophyll *a*-Produktion abgeleitet werden kann. Da im Gegensatz zum Chlorophyll *a* die Funktion des Microcystins bisher nicht aufgeklärt ist, läßt sich dieses Ergebnis schwer interpretieren. Ähnliche Beobachtungen werden auch beschrieben von Lindholm & Meriluoto (1991), die in einer Freilandstudie einen parallelen Verlauf für die Microcystin- und Chlorophyll *a*-Konzentration im Tiefenprofil fanden und Wicks & Thiel (1990), die eine enge Korrelation zwischen Microcystin-Konzentration und Chlorophyll *a* spezifischer Primärproduktion fanden.

Als Fazit der vorliegenden Untersuchung kann festgestellt werden, daß unter Bedingungen, die die Entwicklung von *P. agardhii* begünstigen, eine im Vergleich zum Biovolumen dieser Art überproportionale Zunahme der Microcystin-Konzentration stattfindet. Die Frage, ob dies in erster Linie auf die Entwicklung von toxischen Stämmen oder die Steuerung der Microcystin-Produktion zurückzuführen ist, kann nicht eindeutig geklärt werden.

3.4 Zusammenfassende Diskussion

Nach Levin (1992) muß für jede Fragestellung bezüglich eines Ökosystems für die Untersuchung der geeignete Maßstab ermittelt werden. Hecky & Kilham (1988) konkretisieren dies am Beispiel des Einflusses von Nährstoffen auf die Dynamik von Phytoplanktern. Nach ihnen gibt es 4 Ebenen, auf denen dies untersucht werden kann: Monokulturen von Phytoplanktern, Mischkulturen von Phytoplanktern, Enclosure- oder Mesocosmen-Systeme in natürlichen Gewässern und schließlich die Gewässer (Seen, Flüsse, Buchten oder Ozeane) selbst. Zwei entgegengesetzte Trends sind im Hinblick auf diese Ebenen von Bedeutung: Einerseits lassen sich Versuchsbedingungen, je kleiner die Ebene bzw. der Maßstab gewählt wird, besser bestimmen und kontrollieren, was die Aussagekraft in Hinblick auf den Einfluß eines Faktors erhöht. Andererseits ist die Übertragbarkeit der Ergebnisse von einer unteren Ebene auf die nächst höhere aufgrund der "Unnatürlichkeit" der Untersuchungssysteme erschwert. Aufgrund der Komplexität von natürlichen Systemen besteht jedoch andererseits die Notwendigkeit, Fragen zum Einfluß bestimmter Faktoren auf kontrollierbaren untergeordneten Ebenen zu untersuchen.

In der vorliegenden Arbeit wurden bei der Untersuchung zur Dynamik des Phytoplanktons in polymiktischen Flachseen Anhaltspunkte für einen Einfluß von Polymixis gefunden. Anhand der 14-tägigen Messungen konnte dieser jedoch aufgrund der Komplexität von Polymixis nicht weiter geklärt werden. Daher wurde Enclosure-Systeme gewählt, um einen Teilaspekt von Polymixis, Durchmischung mit Sedimentresuspension, und dessen Einfluß auf die Phytoplanktodynamik, auf einer untergeordneten Untersuchungsebene unter kontrollierten Bedingungen zu untersuchen. Die Ergebnisse aus den verschiedenen Untersuchungsebenen sollen im folgenden zusammengeführt werden:

Aus den Beobachtungen zur Dynamik der Nostocales in Relation zur Dynamik der physikalischen und chemischen Parameter während der beiden Untersuchungsjahre wurden die folgenden Schlüsse gezogen: Die Entwicklung der Nostocales war mit großer Wahrscheinlichkeit begünstigt durch die niedrigen DIN-Konzentrationen ($\text{NO}_3\text{-N}$ im Bereich der Nachweisgrenze $3,2 \mu\text{g L}^{-1}$ und $\text{NH}_4\text{-N} < 100 \mu\text{g L}^{-1}$), da sie Bedingungen von wachstumslimitierenden DIN-Konzentrationen durch N_2 -Fixierung ausgleichen können. Die Höhe ihrer Populationsmaxima wurde begrenzt durch das Phosphorangebot und die Lichtintensität. Für ihren Populationsrückgang wurde in erster Linie die Abnahme der Lichtintensität verantwortlich gemacht. Diese Interpretationen wurden bestätigt bzw. ergänzt durch Ergebnisse aus dem Enclosure-Experiment. Aus diesem ging hervor, daß von den Nostocales - bei DIN-Konzentrationen in der gleichen Größenordnung wie sie im Sommer 1995/96 im Langen See vorlagen - N_2 fixiert wurde, was die Annahme bestätigte, daß ein Mangel an gelösten anorganischen Stickstoffverbindungen vorlag, der durch N_2 -Fixierung kompensiert wurde. Trotz zunehmender Phosphorkonzentrationen in einem Teil der Enclosures entwickelten sich die Nostocales in allen Enclosures negativ, was auf das steile und rapide Abfallen der Lichtintensität in allen Ver-

suchskompartimenten zurückgeführt werden konnte. Voraussetzung für das Wachstum von Nostocales im Langen See sind demnach an erster Stelle ausreichende Lichtintensität sowie Phosphorangebot und bei gleichzeitigem Stickstoffmangel werden sie gegenüber eukaryotischen Phytoplanktern und nicht-diazotrophen Cyanobakterien begünstigt. Ein solches Szenario steht in Einklang mit Ergebnissen aus diversen anderen Untersuchungen. Nach Blomqvist *et al.* (1994) sind Nostocales bereits bei $\text{NO}_3\text{-N}$ -Konzentrationen $< 20 \mu\text{g L}^{-1}$ gegenüber anderen Phytoplanktern konkurrenzstärker. Vergleichsweise hohe Lichtansprüche der Nostocales gegenüber den Oscillatoriales wurden beispielsweise durch die Studie von Schreurs (1992) belegt. Ferner geht aus Untersuchungen von Zevenboom *et al.* (1981), Ward & Wetzel (1980) und De Nobel *et al.* (1997) hervor, daß sich die Lichtansprüche der Nostocales unter Bedingungen von N_2 -Fixierung erhöhen. Zevenboom & Mur (1980) sehen in den hohen Lichtansprüchen der Nostocales die Ursache dafür, daß diese in niederländischen polymiktischen Gewässern, für die annähernd ganzjährig niedrige Lichtbedingungen charakteristisch sind, nicht zur Dominanz gelangen.

Im Zusammenhang mit den Lichtbedingungen war von Bedeutung, daß sich die Lichtintensität und Phytoplanktonbiovolumen bzw. die Chlorophyll *a*-Konzentration gegenseitig bedingen. Dies konnte sowohl in der Untersuchung zur saisonalen Dynamik der Lichtintensität und des Phytoplanktons in den 3 polymiktischen Flachseen gezeigt werden, als auch während des Enclosure-Experimentes im Langen See 1997. In beiden Untersuchungen nahm die Lichtintensität aufgrund des zunehmenden Biovolumens der Nostocales sowie der Oscillatoriales vom Frühjahr bis in den Sommer ab. Dies hatte einen negativen Feedback-Effekt auf die weitere Entwicklung der Nostocales und einen positiven Feedback-Effekt auf die Entwicklung der Oscillatoriales. Die Ausbildung der Dominanzen der Oscillatoriales konnte in beiden Untersuchungen an erster Stelle auf die Verminderung der Lichtintensität zurückgeführt werden.

Welche der Oscillatoriales während der Sommermonate zur Dominanz gelangt, *P. agardhii* oder *Limnothrix* spp., wird dagegen in erster Linie durch die Nährstoffbedingungen in den Gewässern gesteuert. Aus der Untersuchung zur saisonalen Phytoplanktodynamik in den 3 polymiktischen Flachseen ging hervor, daß die andauernde Dominanz von *P. agardhii* im Langen See mit höheren TP-Konzentrationen verbunden ist als anhaltenden Dominanzen von *Limnothrix* spp. im Petersdorfer See und im Melangsee. Keine deutlichen Unterschiede wurden zwischen den 14-tägig gemessenen Konzentrationen der gelösten anorganischen Nährstoffe bei Dominanzen von *P. agardhii* bzw. *Limnothrix* spp. gefunden. Vor dem Hintergrund, daß sich die 3 untersuchten Flachseen deutlich in der Größe ihrer Oberfläche sowie ihrer Windexposition unterscheiden, wurde postuliert, daß im Langen See Ereignisse von Durchmischung mit Sedimentresuspension, durch die ein Nährstoffeintrag aus dem Sediment ins Pelagial stattfindet, häufiger sind als im Melangsee und im Petersdorfer See und, daß die Entwicklung von *P. agardhii* im Vergleich zu *Limnothrix* spp. durch diesen Nährstoffeintrag begünstigt wird. Diese Hypothese konnte in den im Langen See durchgeführten Enclosure-Experimenten bestätigt werden. Durch künstliche Durchmischung mit Sedimentresuspension

wurden kurze Stickstoff- und Phosphorpulse verursacht, die über die Versuchszeit zu einem erhöhten Anstieg der TP- und TN-Konzentrationen führten im Vergleich zu stagnanten Bedingungen. Diese Bedingungen begünstigten das Wachstum von *P. agardhii* im Vergleich zu *Limnithrix* spp. Umgekehrt nahm der relative Anteil von *Limnithrix* spp. unter stagnanten Bedingungen ohne Nährstoffpulse mit abnehmenden Nährstoffkonzentrationen gegenüber *P. agardhii* zu. Aus dem unterschiedlichen Effekt von Nährstoffpulsen in Folge von Sedimentresuspension lassen sich die Dominanzen von *P. agardhii* im Langen See und *Limnithrix* spp. im Melangsee und Petersdorfer See erklären. Darüber hinaus kann die Bedeutung von Nährstoffpulsen für die Entwicklung von *P. agardhii* auch als eine Ursache für die Beschränkung im Vorkommen dieser Art auf polymiktische Flachseen gewertet werden, während *Limnithrix* spp. auch in tiefen dimiktischen Gewässern zur Dominanz gelangt.

Aus dem Enclosure-Experiment ging weiter hervor, daß der wachstumsbegrenzende Faktor für *P. agardhii* Stickstoff war. Dagegen wurde in der Untersuchung zur saisonalen Dynamik Phosphor als ausschlaggebender Steuerfaktor für die Ausbildung von *P. agardhii*- bzw. *Limnithrix* spp.-Dominanzen herausgearbeitet. Allerdings lagen die TP-Konzentrationen in allen Versuchskompartimenten über $100 \mu\text{g L}^{-1}$, während TP-Konzentrationen im Melangsee und im Petersdorfer See, die für die Entwicklung von *P. agardhii* als limitierend angesehen wurden, immer unter $100 \mu\text{g L}^{-1}$ lagen. Bemerkenswert im Zusammenhang mit der Entwicklung von *P. agardhii* und den TN-Konzentrationen ist der Befund aus den Enclosures ohne Sedimenteinfluß, in denen der Stickstoffeintrag auf N_2 -Fixierung durch Nostocales zurückgeführt werden konnte. Aus der parallelen Entwicklung von *P. agardhii* zu den TN-Konzentrationen in diesen Enclosures wird deutlich, daß der von den Nostocales fixierte molekulare Stickstoff sehr schnell (z.B. in Folge von Zellysis) anderen Phytoplanktern zur Verfügung steht. Daher wird hier postuliert, daß Nostocales die Entwicklung von Oscillatoriales in zweierlei Hinsicht fördern: Zum einen erfolgt durch sie eine Verminderung der Lichtintensität und zum anderen unterstützen sie die Entwicklung der Oscillatoriales durch den Stickstoffeintrag.

Insgesamt wurde durch die Enclosure-Experimente ein wichtiger Beitrag geleistet zur weiteren Aufklärung der Cyanobakterien-Dynamik in den untersuchten polymiktischen Flachseen. Sie stellten sowohl eine geeignete Methode als auch einen geeigneten Maßstab für die Untersuchungen zum Einfluß von bestimmten Durchmischungsereignissen in Flachseen dar. Ergänzen Enclosure-Experimente zur Untersuchung von weiteren Intensitäten und Frequenzen von Durchmischung scheinen daher für ein umfassendes Verständnis des Einflusses von Polymixis auf die Dynamik der Nährstoffe, der Lichtintensität und des Phytoplanktons lohnenswert. Klärungsbedarf besteht dabei besonders hinsichtlich der Stickstoff-Dynamik, der im Gegensatz zur Phosphor-Dynamik im Zusammenhang mit Durchmischung und Sedimentresuspension bisher wenig Beachtung geschenkt wurde. Anhand der Ergebnisse aus dem Enclosure-Experiment konnte hier jedoch gezeigt werden, daß die Stickstoff-Konzentrationen in den Gewässern eine große Bedeutung sowohl für die Dynamik des Phytoplanktons als auch für die Microcystin-Konzentrationen in den Gewässern haben.

4 Zusammenfassung

In einem Screening an 10 Gewässern unterschiedlicher Trophie und Morphometrie in der Scharmützelseeregion wurde ermittelt, welche Cyanobakterien mit welchem Anteil am Phytoplanktonbiovolumen in den Gewässern auftreten. Für drei ausgewählte polymiktische Flachseen wurde die saisonale Dynamik des Phytoplanktons untersucht. In einem dieser polymiktischen Flachseen wurden Enclosure-Experimente zum Einfluß von Durchmischung mit Sedimentresuspension auf die Dynamik des Phytoplanktons durchgeführt. Begleitend zu diesen Untersuchungen wurde ermittelt, wie hoch die Konzentrationen von Microcystin und Anatoxin-a in den Gewässern sind.

Das Phytoplankton der Screeninggewässer war während der Sommermonate deutlich durch Cyanobakterien dominiert. In tiefen dimiktischen Gewässern trat *Limnothrix* spp. als dominante Art auf. Die polymiktischen Flachseen wurden entweder durch *Limnothrix* spp. oder durch *Planktothrix agardhii* dominiert. Einen weiteren maßgeblichen Anteil am Biovolumen der Cyanobakterien hatten in allen Gewässern Arten der Ordnung Nostocales, *Aphanizomenon* spp., *Anabaena* spp., *Anabaenopsis* spp. und *Cylindrospermopsis raciborskii*. Das Vorkommen von *C. raciborskii* ist besonders bemerkenswert, da es sich hierbei um einen Neophyten handelt, der sich in den vergangenen Jahren aus tropischen und subtropischen Region bis in unsere Breitengrade ausgebreitet hat und dessen derzeit nördlichstes bekanntes Vorkommen in Brandenburger Gewässern liegt. Der Anteil von *C. raciborskii* am Phytoplanktonbiovolumen betrug während der Untersuchungsperiode maximal 15%. Ein weiter zunehmender Anteil von *C. raciborskii* am Phytoplanktonbiovolumen bis hin zu sommerlichen Dominanzen scheint besonders in den flachen, von *Limnothrix* spp. dominierten Gewässern möglich zu sein.

Von den 3 polymiktischen Flachseen wurden im Petersdorfer See annähernd ganzjährig Dominanzen von *Limnothrix* spp. beobachtet. Im Melangsee und im Langen See entwickelten sich im Frühjahr jeweils *P. agardhii*, *Limnothrix* spp. und Nostocales parallel. Zusammen mit den ersten Populationsmaxima der Nostocales wurde im Melangsee eine kurze Massenentwicklung von *P. agardhii* beobachtet, auf die eine länger anhaltende Massenentwicklung von *Limnothrix* spp. folgte. Dagegen folgte im Langen See auf die Populationsmaxima der Nostocales eine langanhaltende Massenentwicklung von *P. agardhii*. Die Populationen von *P. agardhii* bzw. *Limnothrix* spp. kollabierten jeweils zu Beginn des Winters. In allen 3 Gewässern erfolgte im Winter bei Eisbedeckung ein Dominanzwechsel von Cyanobakterien zu eukaryotischen Phytoplanktern.

Im Melangsee und im Langen See wurde die Entwicklung der Nostocales begünstigt durch niedrige DIN-Konzentrationen, die sie unter Bedingungen von hoher Lichtintensität durch N₂-Fixierung kompensieren konnten. Limitierend auf ihre weitere Entwicklung wirkten sich das niedrige Phosphorangebot sowie die geringer werdende Lichtintensität aus. Die Entwicklung

von *P. agardhii* als auch die von *Limnothrix* spp. wurde gegenüber den Nostocales mit abnehmender Lichtintensität begünstigt. Die Verminderung der Lichtintensität resultierte aus einer Zunahme im Biovolumen der Nostocales und der Oscillatoriales. Anhaltende Dominanzen von *P. agardhii* im Langen See waren im Vergleich zu denen von *Limnothrix* spp. im Melangsee und im Petersdorfer See mit höheren TP-Konzentrationen verbunden. Ferner wurde aus der unterschiedlich großen Oberfläche der 3 Untersuchungsgewässer sowie ihrer Lage abgeleitet, daß in dem von *P. agardhii* dominiertem Langen See die Frequenz windbedingter Durchmischungsereignisse höher ist als in dem von *Limnothrix* spp. dominiertem Melangsee und Petersdorfer See.

In dem Enclosure-Experimente konnte gezeigt werden, daß durch künstliche Durchmischung mit Sedimentresuspension DIP- und DIN-Pulse sowie TP- und TN-Pulse erzeugt werden, die bei einer Wiederholung im Abstand von 2 Tagen in höheren TP- und TN-Konzentrationen resultierten als bei andauernder Stagnation der Wassersäule. Diese gepulsten Nährstoffbedingungen begünstigten die Entwicklung von *P. agardhii* gegenüber der von *Limnothrix* spp. Bei andauernder Stagnation der Wassersäule war der Nährstoffeintrag aus dem Sediment kleiner als bei regelmäßiger Durchmischung und die Entwicklung von *Limnothrix* spp. wurde gegenüber der von *P. agardhii* begünstigt. Das Wachstum von *P. agardhii* wurde in dem Enclosure-Experiment durch das Stickstoffangebot begrenzt.

Aus dem unterschiedlichen Effekt von Nährstoffpulsen auf die Entwicklung von *P. agardhii* und *Limnothrix* spp. in Kombination mit den unterschiedlich hohen Durchmischungsfrequenzen der Gewässer, läßt sich die Dominanz von *P. agardhii* im Langen See und die Dominanz von *Limnothrix* spp. im Melangsee und Petersdorfer See erklären. Darüber hinaus läßt sich aufgrund der Bedeutung von Nährstoffpulsen für die Entwicklung von *P. agardhii* die generelle Beschränkung im Vorkommen dieser Art auf polymiktische Flachseen begründen, während *Limnothrix* spp. auch in dimiktischen tiefen Gewässern zur Dominanz gelangen kann.

Von den berücksichtigten Toxinen wurde Anatoxin-a in 5 von 10 Gewässern in einem Konzentrationsbereich von 0,002 bis 0,300 $\mu\text{g L}^{-1}$ nachgewiesen. Solch niedrige Konzentrationen stellen kein Gefährdungspotential für Säuger dar. Die Anatoxin-a Konzentrationen konnten überwiegend auf *Anabaena* spp. und *Anabaenopsis* spp. zurückgeführt werden. Partikuläres Microcystin wurde in 8 von 10 Gewässern nachgewiesen. Die höchsten Konzentrationen traten im Langen See mit 2800 $\mu\text{g g}^{-1}$ TG auf. Aufgrund dieser maximalen Konzentrationen sind noch keine letalen Schädigungen von Säugern zu erwarten. Die gelösten Microcystine lagen nur in sehr geringen Konzentrationen vor, die maximal 1,7 $\mu\text{g L}^{-1}$ erreichten. Die partikulären Microcystin-Konzentrationen konnten in den Untersuchungsgewässern überwiegend auf *P. agardhii* zurückgeführt werden. Nennenswerte Abundanzen von *P. agardhii* waren immer begleitet durch das Auftreten von Microcystinen. Gleichzeitig konnte gezeigt werden, daß *Limnothrix* spp. kein Microcystin produzierten. Die Ergebnisse aus dem Enclosure-Experiment zeigten, daß der Microcystingehalt von *P. agardhii* mit steigender TN-Konzentration

und abnehmender Lichtintensität zunimmt. Zunehmende Stickstoffkonzentration und/oder abnehmende Lichtintensität führt daher entweder zu einer gesteigerten Microcystin-Produktion von *P. agardhii* oder begünstigt die Entwicklung von toxischen Stämmen.

Literaturverzeichnis

- Aaldernik, R.H., L. Lijklema, J. Breukelman, W. van Raaphorst & A. G. Brinkman, 1994. Quantification of wind induced resuspension in a shallow lake. *Wat. Sci. Tech.* 17: 903-914.
- Agbeti, M.D. & J.P. Smol, 1995. Winter limnology: a comparison of physical, chemical and biological characteristics in two temperate lakes during ice cover. *Hydrobiologia* 304: 221-234.
- Ahlgren, G., 1977. Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture. 1. Nitrogen and phosphorus requirements. *Oikos* 29: 209-224.
- Ahlgren, G., 1978. Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture. 2. Dependence of growth constants on temperature. *Mitt. Internat. Ver. Limnol.* 21: 88-102.
- Ahlgren, G., 1985. Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture. 3. Simultaneous limitation of nitrogen and phosphorus. *Br. phycol. J.* 20: 249-261.
- Anagnostidis, K. & J. Komárek, 1985. Modern approach to the classification system of cyanophytes 1 – Introduction. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 71 / *Algological Studies.* 38/39: 291-302.
- Anagnostidis, K. & J. Komárek, 1988. Modern approach to the classification system of cyanophytes 3 – Oscillatoriales. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 80 / *Algological Studies.* 50/53: 327-472.
- Baker, P.D., 1996. Occurrence of *Cylindrospermopsis* in South-eastern Australia. In: *Cylindrospermopsis - A new toxic algal bloom challenge for Australia*, Brisbane City Hall, 24 Oct. 1996, Symposium Abstracts.
- Banker, R., S. Carmeli, O. Hadas, B. Teltsch, R. Porat, & A. Sukenik, 1997. Identification of cylindrospermopsin in *Aphanizomenon ovalisporum* (Cyanophyceae) isolated from Lake Kinneret, Israel. *J. Phycol.* 33, 613-616.
- Barica, J., H. Kling & J. Gibson, 1980. Experimental manipulation of algal bloom composition by nitrogen addition. *Can. J. Fish. aquatic Sci.* 37: 1175-1183.
- Behrendt, H. & B. Nixdorf, 1993. The carbon balance of phytoplankton production and loss processes based on *in situ* measurements in a shallow lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 78: 439-458.
- Behrendt, H., B. Nixdorf & W.-G. Pagenkopf, 1993. Phenomenological description of polymixis and influence on oxygen budget and phosphorus release in Lake Müggelsee. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 78: 411-421.
- Bell, S.G. & G.A. Codd, 1994. Cyanobacterial toxins and human health. *Reviews Medical Microbiol.* 5: 256-264.
- Berg, K., O.M. Skulberg, R. Skulberg, B. Underdal & T. Willén, 1986. Observation of toxic blue-green algae (cyanobacteria) in some Scandinavian lakes. *Acta Vet. Scand.* 27:440-452.
- Berger, C., 1975. Occurrence of *Oscillatoria agardhii* GOM. in some shallow eutrophic lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 2689-2697.

- Berger, C., 1984. Consistent blooming of *Oscillatoria agardhii* GOM. in shallow hypertrophic lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 910-916.
- Berger, C. & A. Bij de Vaate, 1983. Limnological studies on the eutrophication of Lake Wolderwijd a shallow hypertrophic *Oscillatoria* dominated lake in the Netherlands. Schweiz. Z. Hydrol. 45: 454-479.
- Berger, C. & H.E. Sweers, 1988. The IJsselmeer and its phytoplankton – with special attention to the suitability of the lake as a habitat for *Oscillatoria agardhii* Gom. J. Plankton Res. 10: 579-599.
- Blom, G., E.H.S. van Duin & L. Lijklema, 1994. Sediment resuspension and light conditions in some shallow dutch lakes. Water Sci. Technol. 30:243-252.
- Blom, G., E.H.S. Van Duin, R.H. Aaldernik, L. Lijklema & C. Toet, 1992. Modelling sediment transport in shallow lakes – interactions between sediment transport and sediment composition. Hydrobiologia, 235/236: 153-166.
- Blomqvist, P., A. Pettersson & P. Hyenstrand, 1994. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen fixing cyanobacteria in aquatic systems. Arch. Hydrobiol. 132: 141-164.
- Bolsenga, S.J., C.E. Herdendorf & D.G. Norton, 1991. Spectral transmittance of lake ice from 400-850nm. Hydrobiologia, 218: 15-25.
- Bolsenga, S.J., M. Evans, H.A. Vanderploeg & D.G. Norton, 1996. PAR transmittance through thick, clear freshwater ice. Hydrobiologia, 330: 227-230.
- Bothe, H., 1982. Nitrogen fixation. In: Carr, N.G. & B.A. Whitton (Eds.): The biology of cyanobacteria. Botanical Monographs 19, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 87-104.
- Botes, D.P., A.A. Tuinman, P.L. Wessels, C.C. Viljoen, H. Kruger, D.H. Williams, S. Santikarn, R.J. Smith & S.J. Hamond, 1984. The structure of cyanoginosin-LA, a cyclic heptapeptide toxin from the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. J. Chem. Soc. Perkin. Trans. 1: 2311-2318.
- Branco, C.W. & P.A.C. Senna, 1994. Factors influencing the development of *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Microcystis aeruginosa* in Paranoá Reservoir, Brasil. Algological Studies 75: 85-96.
- Bumke-Vogt, C., 1997. Cyanobakterielle Neurotoxine. Untersuchung zum Vorkommen von Anatoxin-a in einigen deutschen Gewässern im Verlauf der Jahre 1995/967. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu-Hefte 4/97: 35-39.
- Bumke-Vogt, C., W. Mailahn, W. Rotard & I. Chorus, 1996. A highly sensitive analytical method for the neurotoxin anatoxin-a, using GC-ECD, and first application to laboratory cultures. Phycologia Suppl. 35: 51-56.
- Carmichael, W.W., V. Beasley, D.L. Bunner, J.N. Eloff, I. Falconer, P. Gorham, K.-I. Harada, T. Krishnamurthy, Y. Min-Juan, R.E. Moore, K. Rinehart, M. Runnegar, O.M. Skulberg & M. Watanabe, 1988. Naming cyclic heptapeptide toxins of cyanobacteria (blue-green algae). Toxicon 26: 971-973.
- Carmichael, W.W., 1994. The toxins of cyanobacteria. Scientific American, Januar: 64-72.

- Carmichael, W.W. & I.R. Falconer, 1993. Diseases related to freshwater blue-green algal toxins, and control measures. In: Algal toxins in seafood and drinking water (ed. Falconer, I.R.) Academic Press, London, p. 197-209.
- Carpender, E. & J. McCarthy, 1975. Nitrogen fixation and uptake by *Oscillatoria (Trichodesmium) thiebautii* in the western Sargasso Sea. Limnol. Oceanogr. 20: 389-401.
- Carpender, E. & C. Price, 1977. Marine *Oscillatoria (Trichodesmium)*: Explanation for aerobic nitrogen fixation without heterocysts. Science 191: 1278-1280.
- Carper, G.L. & R.W. Bachmann, 1984. Wind resuspension of sediments in a prairie lake. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1763-1767.
- Chorus, I., 1989. Phytoplankton und Primärproduktion im Schlachtensee 1982/83, zu Beginn der Sanierung. WaBoLu-Hefte 3, 104 pp.
- Chorus, I. & G. Schlag, 1993. Importance of intermediate disturbance for the species composition and diversity of phytoplankton in two very different Berlin lakes. Hydrobiologia 249: 67-92.
- Cline, J.M., T.L. East & S.T. Threlkeld, 1994. Fish interactions with the sediment-water interface. Hydrobiologia 275/276: 301-311.
- Codd, G.A. & G.K. Poon, 1988. Cyanobacterial toxins. In: Rogers, L.J. & J.R. Gallon (Eds.), Biochemistry of the algae and cyanobacteria. Proceedings of the Phytochemistry Society of Europe, Oxford University Press. Oxford. 28: 283-296.
- Coleman, J.R. & B. Coleman, 1981. Inorganic carbon accumulation and photosynthesis in a blue-green algae as a function of external pH. Plant Physiol. 67: 917-921.
- Connel, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.
- Cousins, I.T., D.J. Bealing, H.A. James & A. Sutton. 1996. Biodegradation of microcystin-LR by indigenous mixed bacterial populations. Wat. Res. 30: 481-485.
- Cristofor, S., A. Vadineanu, G. Ignat & C. Ciubuc, 1994. Factors affecting light penetration in shallow lakes. Hydrobiologia 275/276: 493-498.
- Couté, A.; M. Leita & C. Martin, 1997. Première observation du genre *Cylindrospermopsis* (Cyanophyceae, Nostocales) en France. Cyptogaie, Algol 18: 57-70.
- Czensny, R., 1938. Die Oscillatorienkrankung unserer Seen, Biologie und Chemismus einiger märkischer Seen. Vom Wasser 8: 36-57.
- Danowski, A., 1996. Beiträge zur Abundanzdynamik potentiell toxischer Cyanophyceen im Großen Wannensee und Tegeler See. Diplomarbeit, Humboldtuniversität, Berlin, 102 p.
- Davies-Colley, R.J., R.D. Pridmore, & J.E. Hewitt, 1986. Optical properties of some freshwater phytoplanktonic algae. Hydrobiologia 133: 165-178.
- De Groot, W.T., 1981. Phosphate and wind in a shallow lake. Arch. Hydrobiol. 91: 475-489.
- De Nobel, W.T., J. Huisman, J.L. Snoep & L.R. Mur, 1997. Competition for phosphorus between the nitrogen-fixing cyanobacteria *Anabaena* and *Aphanizomenon*. FEMS Microbiol. Ecol. 24: 259-267.
- Deneke, R., 1997. Trophieklassifikation (LAWA-Entwurf) und Trophieentwicklung in 12 Seen des Scharmützelseegebietes 1994-1997. In Deneke, R. & B. Nixdorf (Eds.)

Gewässereport (Teil III): Limnologische Untersuchungen im Scharmützelseegebiet und von Tagebaurestseen in der Lausitz, BTU-AR 5/97, p. 49-59.

- Deneke, R., A. Kleeberg, R. Hämmerling & B. Nixdorf, 1998. Trophiestatus und Bewertung der Seen im Scharmützelseegebiet (Brandenburg) im Zeitraum 1994-1997 als Grundlage für die Erarbeitung von Restaurierungsmaßnahmen. In Trautmann A. (Ed.): Internationale Seen-Fachtagung 1998 - Aktionsprogramm zur Sanierung oberschwäbischer Seen. Oberschwäbische Verlagsanstalt, Ravensburg: 295-306.
- Dittmann, E., B.A. Neilan, M. Erhard, H. von Döhren & T. Börner, 1997. Insertional mutagenesis of a peptide synthetase gene that is responsible for hepatotoxin production in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* PCC 7806. *Molecular Microbiol.* 26: 779-787.
- Dokulil, M.T. & J. Mayer, 1996. Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis* - *Limnothrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna, Austria. *Algological Studies* 83: 179-195.
- Ducobu, H., 1998. The ecophysiology of a prochlorophyte and a cyanobacterium with emphasis on phosphorus metabolism. Dissertation, Universität Amsterdam, 114 pp.
- Dudel, G. & J.-G. Kohl, 1991. Contribution of dinitrogen fixation and denitrification to the N-budget of a shallow lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 884-888.
- Ettl, H., 1983. Chlorophyta I, Phytomonadina. In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (Eds.) Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 9. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 807 pp.
- Ewald, S., 1997. Einfluß der Lichtintensität auf Wachstumsraten und Toxingehalt bei zwei Stämmen von *Microcystis aeruginosa*. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. *WaBoLu-Hefte* 4/97: 141-145.
- Falconer, I. R., 1996. *Cylindrospermopsis* – A health risk or just a nuisance? In: *Cylindrospermopsis* – A new toxic algal bloom challenge for Australia, Brisbane City Hall 24 Oct. 1996, Symposium Abstracts.
- Fastner, J., R. Heinze & I. Chorus, 1995. Microcystin-content, hepatotoxicity and cytotoxicity of cyanobacteria in some german water bodies. *Wat. Sci. Tech.* 32: 165-170.
- Fastner, J., 1997. Microcystinvorkommen in 55 deutschen Gewässern. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. *WaBoLu-Hefte* 4/97: 27-34.
- Fastner, J., I. Flieger & U. Neumann, 1998. Optimised extraction of microcystins from field samples – A comparison of different solvents and procedures. *Wat. Res.* 32: 3177-3181.
- Fastner, J., U. Neumann, B. Wirsing, J. Weckesser, C. Wiedner, B. Nixdorf & I. Chorus, 1999. Microcystins (heptapeptides) in German fresh waterbodies. *Env. Tox. Water Qual.* (in press)
- Fastner, J., M. Erhard, W.W. Carmichael, F. Sun, K.L. Rinehart & I. Chorus. Characterization and diversity of microcystins in natural blooms and strains of the genera *Microcystis* and *Planktothrix* from German freshwaters. (submitted to *Arch. Hydrobiol.*).

- Feyerabend, R., 1981. Simulation der Phytoplanktodynamik eutropher Gewässer mittels kybernetischer Labormodelle – Entwicklung von Prinziplösungen. Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin.
- Fitzgeorge, R.B., S.A. Clarc & C.W. Keevil, 1994. Routs of intoxications. In: Codd, G.A. (Ed.), Detection methods fo cyanobakterial toxins. The Royal Society of Chemistry, Cambridge, p. 69-74.
- Förster, K., 1982. Conjugatophyceae, Zygnematales und Desmidiales (excl. Zygnemataceae). In: Elster, H.J. & W. Ohle (Eds.) E. Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermüller), Stuttgart. 543 pp.
- Foy, R.H., C. E. Gibson & R. V. Smith, 1976. The influence of daylength, light intensity and temperature on the growth rates of planktonic blue-green algae. Br. phycol. J. 11: 151-163.
- Foy, R.H., 1983. Interaction of temperature and light on the growth rates of two planktonic Oscillatoria species under a short photoperiod regime. Br. phycol. J. 18: 267-273.
- Ganf, G.G., 1974. Diurnal mixing and the vertical distribution of phytoplankton in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). J. Ecol. 62: 611-629.
- Ganf, G.G. & R.L. Oliver, 1982. Vertical separation of light and available nutrients as a factor causing replacement of green algae by blue-green algae in the plankton of a stratified lake. J. Ecol. 70: 829-844.
- Gentile, J.C. & T.E. Maloney, 1969. Toxicity and environmental requirements of a strain of *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) RALFS. Can. J. Microbiol. 15: 165-173.
- Gibson, C. E. & A. G. Fitzsimons, 1982. Periodicity and morphology of planktonic blue-green algae in an unstratified lake (Lough Neagh, Northern Ireland). Int. Rev. ges. Hydrobiol. 67: 495-476.
- Gibson, C.E. & R.V. Smith 1982. Freshwater plankton. In: Carr, N. G. & B. A. Whitton (Eds.): The biology of cyanobacteria. Botanical Monographes 19, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 463-490.
- Gons, H.J., J.H. Otten & M. Rijkeboer, 1991. The significance of wind resuspension for the predominance of filamentous cyanobacteria in a shallow, eutrophic lake. Mem. Ist. ital. Idrobiol. 48: 233-249.
- Gorham, P.R., W.W. Carmichael, 1988. Hazards of freshwater blue-green algae (cyanobacteria). In: Lembi, C.A. & J.R. Waaland (Eds.), Algae and human affairs. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 403-431.
- Gorzó, G., 1987. Fizikai és kémiai faktorok hatása a Balatonban előforduló heterocisztás cianobaktériumok spóráinak csírázására (The influence of physical and chemical factors on the germination of spores of heterocystic cyanobacteria in lake Balaton) Hidrológiai Közlöny 67: 127-133.

- Gotham, I. J. & G. Y. Rhee, 1981. Comparative kinetic studies of phosphate limited growth and phosphate uptake in phytoplankton in continuous culture. *J. Phycol.* 17: 257-265.
- Granhall, U. & A. Lundgren, 1971. Nitrogen fixation in Lake Erken. *Limnol. Oceanogr.* 16: 711-719.
- Hague, T.H. & H.H. Burris, 1973. Biological nitrogen fixation in the Great lakes. *Bioscience* 32: 236-239.
- Haney, J.F., 1987. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand J. Mar. Freshw. Res.* 21: 467-475.
- Harris, G.P., 1978. Photosynthesis production and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Ergebn. Limnol.* 10: 1-163.
- Havens, K.E., 1991. Fish-induced sediment resuspension: effects on phytoplankton biomass and community structure in a shallow hypereutrophic lake. *J. Plankton Res.* 13: 1163-1176.
- Hawkins, P.R., 1996. Factors which influence the development of blooms of *Cylindrospermopsis*? In: *Cylindrospermopsis - A new toxic algal bloom challenge for Australia*, Brisbane City Hall, 24 Oct. 1996, Symposium Abstracts.
- Hawkins, P.R., M.T.C. Runneger, A.R.B. Jackson & I.R. Falconer, 1985. Severe hepatotoxicity caused by the tropical cyanobacterium (blue-green alga) *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju isolated from a domestic water supply reservoir. *Appl. Environ. Microbiol.* 50: 1292-1295.
- Healy, F.P., 1973. Characteristics of phosphorus deficiency in *Anabaena*. *J. Phycol.* 9: 383-394.
- Healy, F.P. & L.L. Hendzel, 1975. Effect of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostats. *J. Phycol.* 11: 303-309.
- Hecky, R.E. & P. Kilham, 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 33: 796-822.
- Heinze, R., 1997. Toxizitätstest der Freilandproben an primären Rattenhepatozyten. In: *Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung*. WaBoLu-Hefte 4/97: 107-109.
- Hellström, T., 1991. The effect of resuspension on algal production in a shallow lake. *Hydrobiologia* 213: 183-190.
- Henning, M., P. Woitke & T. Rohrlack, 1997. Pigment- und Toxinmuster von isolierten *Microcystis*-Stämmen. In: *Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern:*

- Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu-Hefte 4/97: 149-150.
- Henriksen, P., 1996. Microcystin profiles and contents in Danish populations of cyanobacteria / blue-green algae as determined by HPLC. *Phycologia* 35: 102-110.
- Hesse, K., 1997. Vergleich von Wachstumsraten und anderen physiologischen Parametern verschiedener Stämme von *Microcystis aeruginosa* bei unterschiedlichen Licht und Nährstoffbedingungen. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu-Hefte 4/97: 138-140.
- Hindák, F., 1988. Planktic species of two related genera *Cylindrospermopsis* and *Anabaenopsis* from Western Slovakia. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 80: 283-302.
- Hindák, F., 1992a. On the taxonomy of the genus *Merismopedia* and related genera (Cyanophyta). *Algological Studies* 67: 3-19.
- Hindák, F., 1992b. several interesting planktic cyanophytes. *Algological Studies* 66: 1-15.
- Horne, A.J. & G.E. Fogg, 1970. Nitrogen fixation in some English lakes. *Prog. R. Soc. Lond. B.* 175: 351-366.
- Horne, A.J. & D.L. Galat, 1985. Nitrogen fixation in an oligotrophic saline desert lake: Pyramid lake, Nevada. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1129-1139.
- Horne, A.J. & C.R. Goldman, 1972. Nitrogen fixation in Clear Lake, California; 1. Seasonal variation and the role of heterocysts. *Limnol. Oceanogr.* 17: 678-692.
- Horne, A.J., J.C. Sandusky & C.J.W. Carmiggelt, 1979. Nitrogen fixation in Clear Lake, California. 3. Repetitive synoptic sampling of the spring *Aphanizomenon* blooms. *Limnol. Oceanogr.* 24: 316-328.
- Horecká, M. & J. Komárek 1979. Taxonomic position of three planktonic blue-green algae from the genera *Aphanizomenon* and *Cylindrospermopsis*. *Preslia, Praha*, 51: 289-312.
- Huber-Pestalozzi, G., 1968. Cryptophyceae, Chloromonadophyceae, Dinophyceae. 2. Auflage. In: Elster, H.-J. & W. Ohle (Eds.) E. Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermüller), Stuttgart. 322 pp.
- Hübel, H. & M. Hübel, 1980. Nitrogen fixation during blooms of *Nodularia* in coastal waters and brackwaters of the Arkona Sea (Baltic Sea) in 1974. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 65: 793-808.
- Humphries, S.E. & V.D. Lyne, 1988. Cyanophyte blooms: the role of cell buoyancy. *Limnol. Oceanogr.* 33: 79-91.
- Jeeji-Bai, N., E. Hegewald & C. J. Soeder, 1977. Revision and taxonomic analysis of the genus *Anabaenopsis*. *Algological Studies* 18: 3-24.
- Jochimsen, E.M., W.W. Carmichael & J.S. An, 1998. Liver failure and death after exposure to microcystins at a hemodialysis center in Brazil. *New England J. Med.* 338: 873-878.

- Jones, G.J. & P.T. Orr, 1994. Release and degradation of microcystin following algicide treatment of a *Microcystis aeruginosa* bloom in a recreational lake, as determined by HPLC and protein phosphatase inhibition assay. *Wat Res.* 28: 871.
- Jones, G.J., D.G. Bourne, R.L. Blakeley & H. Doelle, 1994. Degradation of cyanobacterial hepatotoxin microcystin by aquatic bacteria. *Natural Toxins* 2: 228-235.
- Kalff, J. & S. Watson, 1986. Phytoplankton and its dynamics in tow tropical lakes: a tropical and a temperate zone comparison. *Hydrobiologia* 138: 161-176.
- Kanopka, A., 1982. Physiological ecology of a metalimnetic *Oscillatoria rubescens* population. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1154-1161.
- Kiefer, H., S. Luck, N. Gjølme & H. Utkilen, 1997. The effect of iron-limited growth on toxin production in microcystis. In: *Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung*. WaBoLu-Hefte 4/97: 138-140.
- King, D.L., 1970. The role of carbon in eutrophication. *J. Water Poll. Contr. Fed.* 42: 2035-2051.
- Kirk, J.T.O. 1994a. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press. 509 pp.
- Kirk, J.T.O. 1994b. Characteristics of the light field in highly turbid waters: A Monte Carlo study. *Limnol. Oceanogr.* 39: 702-706.
- Klemer, A.R., J. Feuillade & M. Feuillade, 1982. Cyanobacterial blooms: carbon and nitrogen limitation have opposite effects on the buoyancy of *Oscillatoria*. *Science*, 215: 1629-1631.
- Köhler, J. & B. Nixdorf, 1994. Influence of the lowland river Spree on phytoplankton dynamics in the flow-through Lake Müggelsee (Germany). *Hydrobiologia* 275/276: 187-195.
- Kohl, J.-G.; J. Baierova & G. Dudel, 1982. Die Bedeutung der Stickstoff-fixierenden Blaualgen für den Stoffhaushalt stehender gestauter Binnengewässer. *Acta hydrochim. hydrobiol.* 5: 415-437.
- Kohl, J.-G., G. Dudel, M. Schlangstedt & H. Kühl, 1985. Zur morphologischen und ökologischen Abgrenzung von *Aphanizomenon flos-aquae* RALF ex. BORN. et FLAH. und *A. gracile* (LEMM.) LEMM. *Arch. Protistenk.* 130: 119-131.
- Kohl, J.-G. & A. Nicklisch, 1981. Chromatic adaptation of the planktonic blue-green alga *Oscillatoria redekei* von Goor and its ecological significance. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 66: 83-94.
- Kohl, J.-G. & A. Nicklisch, 1988. Ökophysiologie der Algen: Wachstum und Ressourcennutzung. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 253 pp.
- Komárek, J., 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes 2 – Chroococcales. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 73 / Algological studies. 43: 157-226.
- Komárek, J., 1991. A review of water-bloom forming *Microcystis* species, with regard to populations from Japan. *Algological Studies* 64: 115-127.
- Komárek, J., 1958. Die taxonomische Revision der Blaualgen der Tschechoslowakei. In: Komárek, J & H. Ettl (Eds.) *Algologische Studien*, Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag, p 1-206.

- Komárek, J., & Anagnostidis, K., 1989. Modern approach to the classification system of cyanophytes 1 – Nostocales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 82 / Algological studies. 56: 247-345.
- Komárek, J., & J. Komárková-Legnerová, 1992. Variability of some planktic gomphosphaerioid cyanoprocaryotes in northern lakes. Nord. J. Bot. 12: 513-524.
- Komárková-Legnerová, J. & P. Eloranta, 1992. Planktic blue-green algae (Cyanophyta) from central Finland (Jyväskylä region) with special reference to the genus *Anabaena*. Algological Studies 67: 103-133.
- Komárková-Legnerová, J. & G. Cronberg, 1992. New and recombined filamentous cyanophytes from lakes in south Scania, Sweden. Algological Studies 67: 21-31.
- Kotak, B.G., S.L. Kenefick, D.L. Fritz, C.G. Rousseaux, E.E. Prepas & S.E. Hrudey, 1993. Occurrence and toxicological evaluation of cyanobacterial toxins in Alberta lakes and farm dugouts. Wat. Res. 27: 495-506.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, H., 1991. Bacillariophyceae, 2/3 Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: Ettl. H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (Eds.) Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 876 pp.
- Kratz, W.A. & J. Myers, 1955. Nutrition and growth of several blue-green algae. Amer. J. Bot. 43: 282-287.
- Krienitz, L. & E. Hegewald, 1996. Über das Vorkommen von wärmeliebenden Blaualgenarten in einem norddeutschen Gewässer. Lauterbornia H. 26: 55-63.
- Krishnamurty, T., W.W. Carmichael, & E.W. Sarver, 1986. Toxic peptides from freshwater cyanobacteria (blue-green algae). I. Isolation, purification and characterization of peptides from *Microcystis aeruginosa* and *Anabaena flos-aquae*. Toxicon 24: 433-439.
- Kristensen, P., M. Sondergaard & E. Jeppesen, 1992. Resuspension in a shallow eutrophic lake. Hydrobiologia 228: 101-109.
- LAWA (Ländergemeinschaft Wasser, Hrsg.), 1998. Gewässerbewertung – Stehende Gewässer. (Entwurf).
- Lawton, L.A., C. Edwards & G.A. Codd, 1994. Extraction and high-performance liquid chromatographic method for the determination of microcystins in raw and treated waters. Analyst 119: 1525-1530.
- Leeuwangh, P., F.I. Kappers, M. Dekker & W. Koerselman, 1983. Toxicity of cyanobacteria in Dutch lakes and reservoirs. Aquat. Toxicol. 4: 63-72.
- Levin, S.A., 1990. The problem of pattern and scale in ecology. 73: 1943-1967.
- Lewin, R.A., 1976. Prochlorophyta as a proposed new division of algae. Nature 261: 697-698.
- Lindholm, T. & J.A.O. Meriluoto, 1991. Recurrent depth maxima of the hepatotoxic cyanobacterium *Oscillatoria agardhii*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 1629-1634.
- Luukkainen, R., K. Sivonen, M. Namikoshi, M. Färdig, K.L. Rinehart & S. Niemela, 1993. Isolation and identification of eight microcystins from thirteen *Oscillatoria agardhii* strains and structure of a new microcystin. Appl. Env. Microbiol. 59: 2204-2209.
- Lyck, S., N. Gjolme & H. Utkilen, 1996. Iron starvation increases toxicity of *Microcystis aeruginosa* CYA 228/1 (Chroococcales, Cyanophyceae). Phycologia 35: 120-124.

- MacKintosh, C., K.A. Beattie, S. Klumpp, P. Cohen & G.A. Codd, 1990. Cyanobacterial microcystin-LR is a potent and specific inhibitor of protein phosphatases 1 and 2a from both mammals and higher plants. *FEBS Lett.* 264: 187-192.
- McQueen, D.J. & D.R.S. Lean, 1987. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 44: 598-604.
- Meffert, M.-E., 1973. Einfluß von pH, CO₂-Konzentration und Bakterien auf das Wachstum der Blaualge *Oscillatoria redekei* VAN GOOR. *Arch. Hydrobiol.* 72: 235-241.
- Meffert, M.-E., 1975. Analysis of the population dynamics of *Oscillatoria redekei* van Goor in Lake Edeberg. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.* 19: 2682-2688.
- Meffert, M.-E., 1987. Planktic unsheathed filaments (Cyanophyceae) with polar and central gas-vacuoles. I. Their morphology and taxonomy. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 76: 315-346.
- Meffert, M.-E., 1988. *Limnothrix* MEFFERT nov. gen. The unsheathed planktic cyanophycean filaments with polar and central gas vacuoles. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 80: 269-276.
- Meffert, M.-E., 1989a. Planktic unsheathed filaments (Cyanophyceae) with polar and central gas-vacuoles. II. Biology, population dynamics and biotopes of *Limnothrix redekei* (VAN GOOR) MEFFERT. *Arch. Hydrobiol.* 116: 257-282.
- Meffert, M.-E., 1989b. In situ and in vitro photosynthesis of *Limnothrix redekei* (Cyanophyta). *Arch. Hydrobiol.* 116: 401-414.
- Meffert, M.-E., 1993. The relation between *Limnothrix redekei* (Cyanophyta) and the accompanying heterotrophic bacteria. *Algological Studies* 71: 57-73.
- Meriluoto, J.A.O., A. Sanderström, J. E. Eriksson, G. Remaud, A. Grey Craig & J. Chattopadhyaya, 1989. Structure and toxicity of a hepatotoxin from the cyanobacterium *Oscillatoria agardhii*. *Toxicon* 27: 1021-1034.
- Miller, A.G. & B. Coleman, 1980. Evidence for HCO₃-transport by blue-green algae (Cyanobacteria) *Coccochloris peniocystris*. *Plant Physiol.* 65: 397-402.
- Moss, B., 1973. The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae: an experimental study. II. The role of pH and the carbon dioxide - bicarbonatesystem. *J. Ecol.* 61: 157-177.
- Mur, L.R., 1983. Some aspects of the ecophysiology of cyanobacteria. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, 134b: 61-72.
- Nalewajko, O. & D.R.S. Lean, 1978. Phosphorus kinetics – algal growth relationships in batch cultures. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 21: 184-192.
- Namikoshi, M., K.L. Rinehart, R. Sakai, K. Sivonen & W.W. Carmichael, 1990. Structures of three new cyclic heptapeptide hepatotoxins produced by the cyanobacterium (blue-green alga) *Nostoc* sp. strain 152. *J. Org. Chem.* 55: 6135-6139.
- Nicklisch, A., 1994. Does mortality by nitrogen deficiency influence the succession of *Limnothrix redekei* and *Planktothrix agardhii*? *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 2214-2217.
- Nicklisch, A. & J.-G. Kohl, 1989. The influence of light on the primary production of two planktic blue-green algae. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 33: 451-455.

- Nicklisch, A., B. Roloff & A. Ratsch, 1991. Competition experiments with two planktic blue-green algae (Oscillatoriaceae). Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 889-892.
- Nishiwaki-Matsushima, R., T. Ohta, S. Nishiwaki, M. Suganuma, K. Kohyama, T. Ishikawa, W. W. Carmichael & H. Fujiki, 1992. Liver cancer promoted by the cyanobacterial peptide microcystin-LR. J. Cancer Res. Clinic. Oncol. 118: 420-424.
- Niemi, A., 1979. Blue-green algal blooms and N : P ratio in the Baltic Sea. Acta Bot. Fenn. 110: 57-61.
- Nixdorf, B., 1994. Polymixis of a shallow lake (Großer Müggelsee, Berlin) and its influence on seasonal phytoplankton dynamics. Hydrobiologia 275/276: 173-186.
- Nixdorf, B., 1996. Stoffhaushalt und Trophie der Standgewässer im Scharmützelseegebiet. In: Nixdorf, B. & A. Kleeberg, Gewässerreport Scharmützelseegebiet, Teil II, p. 29-43.
- Nixdorf, B. & S. Hoeg, 1993. Phytoplankton community structure, succession and chlorophyll content in Lake Müggelsee from 1979 to 1990. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 78: 359-377.
- Nixdorf, B. & H. Behrendt, 1991. Discrepancies between O₂- and ¹⁴C-method resulting from measurements of primary production under consideration of vertical mixing in a shallow eutrophic lake. Verh. Internat. Verein. Limnol., 24: 1268-1271.
- Nixdorf, B., J. Rücker, R. Deneke & P. Zippel, 1995. Limnologische Zustandsanalyse von Standgewässern im Scharmützelseegebiet. Teil I. Aktuelle Reihe BTU Cottbus 1/95, 52pp.
- Nixdorf, B. & R. Deneke, 1997. Why very shallow lakes are more successful opposing reduced nutrient loads. Hydrobiologia 342/343: 269-284.
- OECD, 1982. Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. OECD Paris, 155 pp.
- Ogawa, R.E. & J.F. Carr, 1969. The influence of nitrogen on heterocyst production in blue-green algae. Limnol. Oceanogr. 14: 342-351.
- Ohta, T., E. Sueoka, N. Iida, A. Komori, M. Suganuma, K. Kohyama, T. Ishikawa, W.W. Carmichael, and H. Fujiki, 1994. Nodularin, a potent inhibitor of protein phosphatases 1 and 2a, is a new environmental carcinogen in male F344 rat liver. Cancer Res. 54, 6402-6406.
- Ohtani, I., R.E. Moore & M.T.C. Runnegar, 1992. Cylindrospermopsin: a potent hepatotoxin from the blue-green alga *Cylindrospermopsis raciborskii*. J. Am. Chem. Soc. 114: 7941-7942.
- Oliver, R.L., 1994. Floating and sinking in gasvacuolate cyanobacteria – a review. J. Phycol. 30: 161-173.
- Oliver, R.L. & G.G. Ganf, 1988. The optical properties of a turbid reservoir and phytoplankton in relation to photosynthesis and growth (Mont Bold Reservoir, South Australia). J. Plankton Res. 10: 1155-1177.
- O'Melia, C.R. & K.S. Bowman, 1984. Origins and effects of coagulation in lakes. Schweiz. Z. Hydrol. 46: 64-85.
- Orr, P.T. & G.J. Jones, 1998. Relationship between microcystin production and cell division rates in nitrogen-limited *Microcystis aeruginosa* cultures. Limnol. Oceanogr. 43: 1604-1614.

- Osgood, R.A., 1988. Lake mixing and internal phosphorous dynamics. Arch. Hydrobiol. 113: 629-638.
- Otha, T., E. Sueoka, M. Iida, A. Komori, M. Suganuma, R. Nishiwaki, M. Tatematsu, S.-J. Kim, W.W. Carmichael & H. Fujiki, 1994. Nodularin, a potent inhibitor of protein phosphatases 1 and 2A, is a new environmental carcinogen in male F344 rat liver. Cancer Res. 54: 64-02-6406.
- Pádisak, J. & V. Istvánovics (in press): Differential response of blue-green algal groups to phosphorus load reduction in a large shallow lake: Balaton, Hungary. Verh. Internat. Verein. Limnol. 26
- Padisák, J., 1997. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology. Arch. Hydrobiol. Suppl. 107: 563-593.
- Paerl, H., 1990. Physiological ecology and regulation of N₂ fixation in natural waters. Adv. Microb. Ecol. 11: 305-344.
- Paerl, H.W. & J.F. Ustach, 1982. Blue-green algal scums: an explanation for their occurrence during freshwater blooms. Limnol. Oceanogr. 27: 212-217.
- Papendorf, O., G.M. König, A.D. Wright, I. Chorus & A. Oberemm, 1997. Mueggelone, a novel inhibitor of fish development from the fresh water cyanobakterium *Aphanizomenon flos-aquae*. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu Hefte 4/97: 93-96.
- Park, H.-D., B. Kim, E. Kim & T. Okino, 1998a. Hepatotoxic microcystins and neurotoxic Anatoxin-a in cyanobacterial blooms from Korean lakes. Environ. Toxicol. Water Qual. 13: 225-234.
- Park, H.-D., C. Iwami, M.F. Watanabe, K.-I. Harada, R. Okino & J. Hayashi, 1998b. Temporal variabilities of the concentrations of intra- and extracellular microcystin and toxic *Microcystis* species in a hypertrophic lake, Lake Suwa, Japan (1991-1994). Environ. Toxicol. Water Qual. 13: 61-72.
- Patterson, G. & K.K. Wilson, 1995. The influence of the diel climatic cycle on the depth-time distribution of phytoplankton and photosynthesis in a shallow equatorial lake (Lake Baringo, Kenya). Hydrobiologia 304: 1-8.
- Pettersson, K., E. Herlitz & V. Istvanovics, 1993. The role of *Gloeotrichia echinulata* in the transfer of phosphorus from sediments to water in Lake Erken. Hydrobiologia 253: 123-129.
- Phlips, E.J., F.J. Aldridge & C. L. Schelske 1995. Relationships between light availability, chlorophyll *a*, and tripton in a large, shallow subtropical lake. Limnol. Oceanogr. 40: 416-424.
- Pick, F.R. & D.R.S. Lean, 1987. The role of macronutrients (C,N,P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes. New Zealand J. Mar. Freshwater Res. 21: 425-434.
- Popovský, J. & L.A. Pfister, 1990. Dinophyceae (Dinoflagellida). In: Ettl. H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (Eds.) Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 6. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 272pp.

- Post, A.F., W. Zevenboom & L.R. Mur, 1981. Effect of light, temperature and minimum nutrient contents on the growth and photosynthesis of *Oscillatoria agardhii*. Wabasim Progress report no. 3, 26 pp. Lab. for Microbiology, University of Amsterdam.
- Post, A.F., J.G. Loogman & L.R. Mur, 1986. Photosynthesis, carbon flows and growth of *Oscillatoria agardhii* Gomont in environments with a periodic supply of light. J. Gen. Microbiol. 132: 2129-2136.
- Rapala, J., K. Sivonen, C. Lyra & S.I. Niemelä, 1997. Variation of microcystins, cyanobacterial hepatotoxins, in *Anabaena* spp. as a function of growth stimuli. Appl. Environ. Microbiol. 63: 2206-2212.
- Raven, J.A., 1985. The CO₂ concentrating mechanism. In: Luca, W., J. & J.A. Berry (eds.): Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms. Amer. Soc. Plant Physiologists. Waverly Press, Baltimore.
- Reddy, P.M., D.D. Yumnam & T.Y. Imchen, 1987. Regulation of differentiation of multiple heterocysts in a blue-green alga, *Anabaena variabilis*. Arch. Hydrobiol. Suppl. 73: 559-574.
- Redfield, A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. American Scientist 46: 205-221.
- Reynolds, C.S., 1986. Experimental manipulations of phytoplankton periodicity in large limnetic enclosures in Blelham Tarn, English Lake District. In: Munawar, M. & J. F. Talling (Eds.), Seasonality of freshwater phytoplankton. Junk, Dordrecht.
- Reynolds, C.S., 1987. Cyanobacteria water-blooms. In: Callow, P. (Ed.), Advances in botanical research. 3: 67-143. Academic Press, London.
- Reynolds, C.S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: Sandgren, C.D. (Ed.): Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, New York. 388-433.
- Reynolds, C.S., 1993a. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. Hydrobiologia 289: 9-21.
- Reynolds, C.S., 1993b. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, 384 pp.
- Reynolds, C.S., 1997. Vegetation Processes in the pelagic: A model for ecosystem theory. In: Kinne, O. (Ed.), Excellence in ecology 9, Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, 371 pp.
- Reynolds, C.S., R.L. Oliver & A.E. Walsby, 1987. Cyanobacteria dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. New. Zealand J. Mar. Freshwat. Res. 21: 379-390.
- Riddolls, A., 1975. Aspects of nitrogen fixation by blue-green algae. Ph. D. Thesis, New University of Ulster, N. Ireland.
- Riegman, R., 1985. Phosphate-phytoplankton interaction. Thesis, University of Amsterdam.
- Riegman, R. & L.R. Mur, 1984. Regulation of phosphate uptake kinetics in *Oscillatoria agardhii*. Arch. Microbiol. 139: 28-32.
- Riley, G.A., 1957. Phytoplankton in the north central Sargasso Sea 1950-1952. Limnol. Oceanogr. 2: 252-272.

- Rinehart, K.L., M. Namikoshi & B.W. Choi, 1994. Structure and biosynthesis of toxins from blue-green algae (cyanobacteria). *J. Appl. Phycol.* 6: 159-176.
- Rönicke, H. & K. Bahr, 1983. Zur Rolle der Stickstofffixation im Stoffhaushalt eines geschichteten Sees. *Acta hydrochim. et hydrobiol.* 11: 295-307.
- Rönicke, H., M. Beyer & J. Tittel, 1995. Möglichkeiten zur Steuerung der Blaualgendynamik in eutrophen stehenden Gewässern durch Maßnahmen zur Seenrestaurierung. In: Jäger & R. Koschel, Verfahren zur Sanierung und Restaurierung stehender Gewässer, Limnologie aktuell (8), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, p. 133-156.
- Rolof, B. & A. Nicklisch, 1993. Partitioning of phosphate between blue-green algae and their accompanying bacteria in phosphate-limited culture. *Arch. Hydrobiol.* 126: 405-416.
- Romo, S. & M.R. Miracle, 1993. Remarks on the morphology of *Pseudanabaena galeata* Böcher. *Algological Studies* 68: 39-49.
- Rojo, C. & M.A. Cobelas, 1994. Population dynamics of *Limnothrix redekei*, *Oscillatoria lanceaeformis*, *Planktothrix agardhii* and *Pseudanabaena limnetica* (cyanobacteria) in a shallow hypertrophic lake (Spain). *Hydrobiologia* 275/276: 165-171.
- Rott, E., 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibration. *Schweiz. Z. Hydrol.* 43: 34-62.
- Rücker, J. & J.-G. Kohl, 1994. Indication of growth-limiting factors of planktonic cyanobacteria by application of microscope-photometry. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 2218-2220.
- Rücker, J., C. Wiedner & P. Zippel, 1997. Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnothrix redekei* in eutrophic shallow lakes. *Hydrobiologia* 342/343: 107-115.
- Rücker, J., 1999. Der Tiefe See (Scharmützelseegebiet) – Besonderheiten eines Klarwassersees. Beiträge zur angewandten Gewässerökologie Norddeutschlands. (in press).
- Sano, T. & K. Kaya, 1995. A 2-amino-2-butenic acid (Dhb)-containing microcystin isolated from *Oscillatoria agardhii*. *Tetrahedron Letters* 36: 8603-8606.
- Sas, H., 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading: expectations, experiences, extrapolations. Academia-Verlag Richarz GmbH, St. Augustin. 597 pp.
- Schäperclaus, W., 1941. Seenverschlechterung. *Z. Fischerei* XXXVIII: 345-375
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8: 275-279.
- Scheffer, M., 1998. Ecology of shallow lakes. Population and community biology series 22. Chapman & Hall, London, 357 pp.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, A. Gragnani, L.R. Mur & E.H. Van Nes, 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* 78: 272-282.
- Schlangstedt, M., 1984. Einfluß von Licht und Stickstoff-Dargebot auf des Wachstum der N₂-fixierenden Cyanophyceen *Anabaena solitaria* KLEB. und *Aphanizomemon flos-aquae* RALFS ex BORN. et FLASH. Dissertation, Humboldt Universität Berlin.

- Schreurs, H., 1992. Cyanobacterial dominances. Relations to eutrophication and lake morphology. Dissertation, Universität Amsterdam, 198 pp.
- Schubert, H. 1996. Ökophysiologie der Lichtanpassung des Phytoplanktons eutropher Flachgewässer. Habilitationsschrift, Universität Rostock, 193 pp.
- Schubert, H. & R.M. Forster, 1997. Sources of variability in the factors used for modelling primary productivity in eutrophic waters. *Hydrobiologia* 349: 75-85.
- Shafik, H.M., L. Vörös, M. Présing, A. Kovács & I. Kobor (in press): A *Cylindrospermopsis raciborskii* szaporodásának jellegzetességei zárt és folyamatos tenyészetekben [Growth of *Cylindrospermopsis raciborskii* in batch and continuous cultures]. *Hidrológiai Közlöny* [in Hungarian with English summary]
- Shapiro, J., 1990. Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH. *Verh. Internat. Verein Limnol.* 24: 38-54.
- Sivonen, K., 1990. Effect of light, temperature, nitrate, orthophosphate, and bacteria on growth of and hepatotoxin production by *Oscillatoria agardhii* strains. *Appl. Environ. Microbiol.* 56: 2658-2666.
- Sivonen, K. and G. Jones, 1999. Cyanobacterial toxins. In: Chorus, I. and J. Batram (eds). *Toxic Cyanobacteria in Water*. E & FN Spon, London.
- Sivonen, K., S.I. Niemelä, R.M. Niemi, L. Lepistö, T.H. Luoma & L.A. Räsänen, 1990. Toxic cyanobacteria (blue-green algae) in Finnish fresh and coastal waters. *Hydrobiologia* 190: 267-275.
- Skulberg, O.M.; W.W. Carmichael, G.A. Codd & R. Skulberg, 1993. Taxonomy of toxic cyanophyceae (cyanobacteria). In: I.R. Falconer (Ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, P.: 187-209.
- Smith, V.H., 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance of blue-green algae in lake phytoplankton. *Science* 221: 669-671.
- Smith, V.H., 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 43: 148-153.
- Smith, V.H. 1987. Predicting the summer peak biomass of four species of blue-green algae (Cyanophyta/cyanobacteria) in Swedish Lakes. *Water Resource Bull.* 23: 397-402.
- Somlyódy, L. & L. Koncsos, 1991. Influence of sediment resuspension on the light conditions and algal growth in Lake Balaton. *Ecological Modelling* 57: 173-192.
- Sommer, U., 1989. The role of competition for resources in phytoplankton succession. In: Sommer, U. (Ed.): *Plankton ecology. Succession in Plankton communities*. Springer Verlag, Berlin, p. 57-106.
- Sommer, U., 1994. *Planktologie*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 274 pp.
- Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert & A. Duncan, 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.
- Sondergaard, M., P. Kristensen & E. Jeppesen, 1992. Phosphorus release from resuspended sediment in the shallow and windexposed lake Arreso, Denmark. *Hydrobiologia* 228: 91-99.

- Starmach, K., 1985. Chrysophyceae und Haptophyceae. In: Ettl. H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (Eds.) Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 5. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 515 pp.
- Talling, J.F., 1976. The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. J. Ecol. 64: 79-121.
- Taylor, B., C. Lee & J. Bunt, 1973. Nitrogen fixation associated with the marine blue-green alga, *Trichodesmium* as measured by the acetylene reduction technique. Arch. Mikrobiol. 88: 205-212.
- Terao, K.S., S. Ohmori, K. Igarashi, I. Ohtani, M.F. Watanabe, K.I. Harada, E. Ito & M. Watanabe, 1994. Electron microscopic studies on experimental poisoning in mice induced by cylindrospermopsin isolated from blue-green alga *Umezakia natans*. Toxicon 32: 833-843.
- Teubner, K., 1996. Struktur und Dynamik des Phytoplanktons in Beziehung zur Hydrochemie und Hydrophysik der Gewässer: Eine multivariate statistische Analyse an ausgewählten Gewässern der Region Berlin-Brandenburg. Dissertation, Humboldt-Universität, Berlin, 232 pp.
- T.-Kozma, A. & G. Mayer, 1988. Toxicus cianobaktériumok hazai felszíni vizeinkben (Toxic cyanobacteria in Hungarian Freshwaters). Hidrológiai Közlöny 68: 49 - 54. [in Hungarian with English summary]
- Tilzer, M.M., 1983. The importance of fractional light absorption by photosynthetic pigments for phytoplankton productivity in Lake Constance. Limnol. Oceanogr. 28: 833-846.
- Tilzer, M.M., 1987. Light-dependence of photosynthesis and growth in cyanobacteria: implications for their dominance in eutrophic lakes. New Zeland J. Mar. Freshw. Res. 21: 401-412.
- Turpin, D.H., D.B. Layzell & I.R. Elrifi, 1985. Modeling the C economy of *Anabaena flos-aquae*. Plant Physiol. 78: 746-752.
- Uehlinger, U., 1981a. Experimental studies on the autecology of *Aphanizomenon flos-aquae*. Arch. Hydrobiol. Suppl. 60: 260-288.
- Uehlinger, U., 1981b. Zur Ökologie der planktischen Blaualge *Aphanizomenon flos-aquae* in Alpenrandseen. Schweiz. Z. Hydrol. 43: 69-88.
- Ueno, Y., S. Nagata, T. Tsutsumi, A. Hasegawa, F. Yoshida, M. Suttajit, D. Mebs, M. Pütsch & V. Vasconcelos, 1997. Survey of microcystins in environmental water by a highly sensitive immunoassay based on monoclonal antibody. Natural Toxins, 4: 271-276.
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. Internat. Verein. Limnol. 9: 1-38.
- Utkilen, H. & N. Gjølme, 1992. Toxin production by *Microcystis aeruginosa* as a function of light in continuous cultures and its ecological significance. Appl. Environ. Microbiol. 58: 1321-1325.
- Utkilen, H. & N. Gjølme, 1995. Iron-stimulated toxin production in *Microcystis aeruginosa*. Appl. Environ. Microbiol. 61: 797-800.
- Van der Westhuizen, A.J. & J.N. Eloff, 1983. Effect of culture age and pH of culture medium on the growth and toxicity of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa*. Z. Pflanzenphysiol. 110: 157-163.

- Van der Westhuizen, A.J. & J.N. Eloff, 1985. Effect of temperature and light on the toxicity and growth of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* (UV-006). *Planta* 163: 55-59.
- Van der Westhuizen, A.J., J.N. Eloff & G.H.J. Krüger, 1986. Effect of temperature and light (fluence rate) on the composition of the toxin of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (UV-066). *Arch. Hydrobiol.* 108: 145-154.
- Van der Westhuizen, A.J., J.N. Eloff & G.H.J. Krüger, 1988. Effect of culture age and pH of the culture medium on the composition of the toxin of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (UV-006). *S.-Afr. Tydskr. Plantk.* 54: 372-374.
- Van Dijk, G.M. & E.P. Achterberg, 1992. Light climate in the water column of a shallow eutrophic lake (Lake Veluwe) in The Netherlands. *Arch. Hydrobiol.* 125: 257-278.
- Van Duin, E.H.S., G. Blom, L. Lijklema & M.J.M. Scholten, 1992. Aspect of modelling sediment transport and light conditions in Lake Marken. *Hydrobiologia* 235/236: 167-176.
- Van Liere, L., 1979. On *Oscillatoria agardhii* Gomont, experimental ecology and physiology of a nuisance bloom-forming cyanobacterium. Dissertation, Universit t Amsterdam.
- Van Liere, L., L.R. Mur, C. E. Gibson & M. Herdman, 1979. Growth and physiology of *Oscillatoria agardhii* Gomont cultivated in continuous culture with a light-dark cycle. *Arch. Microbiol.* 123: 315-318.
- Van Liere, L. & A.E. Walsby, 1982. Interaction of cyanobacteria and light. In: Carr, N. & B. Whitton (Eds.), *The Biology of cyanobacteria*. p. 9-46, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Vant, W.N. & R.J. Davies-Colley, 1984. Factors affecting clarity of New Zealand lakes. *New Zealand J. Mar. Freshw. Res.* 18: 367-377.
- Vasconcelos, V.M., K. Sivonen, W.R. Evans, W.W. Carmichael & M. Namikoshi, 1996. Hepatotoxic microcystin diversity in cyanobacterial blooms collected in Portuguese freshwaters. *Wat. Res.* 30: 2377-2384.
- Viner, A.B., 1989. Buoyancy and vertical distribution of *Anabaena spiroides* in Lake Okaro (New Zealand). *Arch. Hydrobiol. Beih.* 32: 221-238.
- Visser, P., 1985. Growth and vertical movement of the cyanobakterium *Microcystis* in stable and artificial mixed water columns. Dissertation, University of Amsterdam, 147 pp.
- Walsby, A.E., 1981. Cyanobacteria: planktonic gas-vacuolated forms. In: Starr, M., H. Stolp, H. Truper, A. Balows & H. G. Schlegel (Eds.). *The prokaryotes*. p. 224-235. Springer Verlag Now York.
- Ward, A.K. & R.G. Wetzel, 1980. Interaction of light and nitrogen source among planktic blue-green algae. *Arch. Hydrobiol.* 90: 1-25.
- Watanabe, M.F. & S. Oishi, 1985. Effects of environmental factors on toxicity of a cyanobacterium (*Microcystis aeruginosa*) under culture conditions. *Appl. Environ. Microbiol.* 49: 1342-1344.
- Watanabe, M.F., K. Tsuji, Y. Watanabe, K. Harada & M. Suzuki, 1992a. Release of heptapeptide toxins (Microcystin) during the decomposition process of *Microcystis aeruginosa*. *Natural Toxins* 1: 48-53.

- Watanabe, M.F., K. Kaya & N. Takamura, 1992b. Fate of the toxic cyclic heptapeptides, the microcystins, from blooms of *Microcystis* (cyanobacteria) in a hypertrophic lake. J. Phycol. 28: 761-771.
- Weckesser, J., 1997. Cyanopeptoline: Potente Protease-Hemmer aus Cyanobakterien. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu Hefte 4/97: 99-100.
- Weidemann, A.D. & T.T. Bannister, 1986. Absorption and scattering coefficients in Irondequoit Bay. Limnol. Oceanogr. 31: 567-583.
- Weidemann, A.D., T.T. Bannister, S.W. Effler & D.L. Johnson, 1985. Particulate and optical properties during CaCO₃ precipitation in Otisco Lake. Limnol. Oceanogr. 30: 1078-1083.
- Weithoff, G., 1998. Steuermechanismen der Phytoplanktodynamik im falchen eutrophen Flakensee. Dissertation, Humboldt-Universität, Berlin, 128 pp.
- Welker, M. & C. Steinberg, 1997. Kurzzeitige Abbaukapazität für Microcystine in Flachseen – Bedeutung für die *in situ*-Abbaudynamik. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu Hefte 4/97: 43-44.
- Welker, M. & C. Steinberg, 1999. Indirect photolysis of cyanotoxins: one possible mechanism for their low persistence. Wat. Res. 33: 1159-1164.
- Wernicke, P. & A. Nicklisch, 1986. Light/dark cycle and temperature – Their impact on phosphate limited growth of *Oscillatoria redekei* van Goor in semicontinuous culture. Int. Revue ges. Hydrobiol. 71: 297-313.
- Wetzel, R.G., 1983. Limnology. Saunders College Publishing, Orlando, 767 pp.
- Whitton, B.A., 1973. Freshwater plankton. In: Carr, R. R. & B. A. Whitton (Eds.), The biology of blue-green algae. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 676 pp.
- Wicks, R.J. & P.G. Thiel, 1990. Environmental factors affecting the production of peptide toxins in floating scums of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in a hypertrophic African reservoir. Environ. Sci. Technol. 24: 1413-1418.
- Wiedner, C. & B. Nixdorf, 1997. Verbreitung und Steuerung der Entwicklung von toxischen und nicht-toxischen Cyanobakterien in ostbrandenburgischen Gewässern unterschiedlicher Trophie und Hydrographie im Zuge der reduzierten Belastung. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu Hefte 4/97: 17-26.
- Willmitzer, H., 1997. Trinkwasserversorgung aus Talsperren unter dem Gesichtspunkt des Auftretens von Cyanobakterien. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu Hefte 4/97: 70-75.
- Wirsing, B.; T. Flury, C. Wiedner, U. Neumann & J. Weckesser. Quantitation of Microcystin in natural, lyophilized Cyanobacterial Samples using the Colorimetric Protein-Phosphatase Inhibition Assay and RP-HPLC. Env. Tox. Water Qual. (in press)

- Woitke, P., R. Heinze, I. Chorus, M. Dewender, M. Henning & J.-G. Kohl, 1997. Vergleichende Untersuchung zur Toxizität von natürlichen *Microcystis*-Blüten. In: Toxische Cyanobakterien in deutschen Gewässern: Verbreitung, Kontrollfaktoren und ökologische Bedeutung. WaBoLu Hefte 4/97: 110-115.
- Wolk, C. 1982. Heterocysts. In: Carr, N. & B. Whitton (Eds.) The Biology of cyanobacteria. p. 359-386, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Woloszynska, J., 1912. Das Phytoplankton einiger Javanian Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons. Bull. Int. Aad. Sci. Cracoviae, Ser. B. 6: 649-709.
- Wundsch, H.H., 1940. Beiträge zur Fischereibiologie märkischer Seen, VI. die Entwicklung eines besonderen Seentypus (H₂S-Oscillatorien-Seen) im Flußgebiet der Spree und Havel, und seine Bedeutung für die fischereibiologischen Bedingungen in dieser Region. Z. Fischerei XXXVIII: 443-648.
- Yousef, Y.A., W.M. Mc Lennon & H.H. Zebuth, 1980. Changes in phosphorus concentrations due to mixing by motorboates in a shallow lake. Water. Res. 14: 841-852.
- Zevenboom, W., 1980. Growth and nutrient uptake kinetics of *Oscillatoria agardhii*. Dissertation, University of Amsterdam.
- Zevenboom, W. & L.R. Mur, 1980. N₂-fixing cyanobacteria: why they do not become dominant in Dutch, hypertrophic lakes. Dev. Hydrobiol. 2: 123-130.
- Zevenboom, W., A.F. Post & L.R. Mur, 1983. Effects of temperature and nutrient-starvation on the growth and photosynthesis of *Aphanizomenon flos-aquae*: A comparison with *Oscillatoria agardhii*. Wabasim Progress Report no. 2a, 37 pp., Lab. for Microbiology, Univ. of Amsterdam.
- Zevenboom, W., J. Van der Does, K. Bruning & L. Mur, 1981. A non-heterocystous mutant of *Aphanizomenon flos-aquae*, selected by light-limiting continuous culture. FEMS Microbiol. Lett. 10: 11-16.
- Zevenboom, W., A. Bij De Vaate & L.R. Mur, 1982. Assessment of factors limiting growth rate of *Oscillatoria agardhii* in hypertrophic Lake Wolderwijd, 1978, by use of physiological indicator. Limnol. Oceanogr. 27: 39-52.
- Zimmermann, U., 1969. Ökologische und physiologische Untersuchung an der planktonischen Blaualge *Oscillatoria rubescens* D.C. unter besonderer Berücksichtigung von Licht und Temperatur. Schweiz. Z. Hydrol. 31: 1-58.

Danksagung

Für die fachliche Betreuung möchte ich mich bei Frau Prof. Dr. Brigitte Nixdorf bedanken.

Für die tatkräftige Unterstützung bei der Freilandarbeit gilt mein besonderer Dank Ingo Henschke und Wolfgang Terlinden. Ebenfalls bedanken möchte ich mich bei Gudrun Lippert, unter deren Obhut das Labor stets in einem Zustand vorzufinden war, der optimales Arbeiten gewährleistete und für die sorgfältige Analyse der anorganischen gelösten Nährstoffe verantwortlich war. Tina Hanke, die sowohl bei den Nährstoffanalysen im Labor tatkräftig mithalf, als auch mit großem Geschick und Elan bei den Freilanduntersuchungen aushalf. Kornelia Tahedl und Ute Abel, die für einen Großteil der Seston- und Chlorophyll *a* Bestimmungen verantwortlich waren.

Thomas Wolburg und Thomas Hinze, die stets bereit waren, Probleme mit der Meßtechnik zu beheben. Beate Müller, für die Unterstützung des verwaltungstechnischen Ablaufs des Projektes.

Für die Hilfe beim Aufbau und der Beprobung der Enclosures bedanke ich mich bei Rainer Deneke, Thomas Wollburg, Ingo Henschke, Wolfgang Terlinden, Kathrin Wollmann, Beate Müller, Maria Kapfer und Doreen Eger.

Bei Frau Zwirnmann und Frau Fink bedanke ich mich für die Einarbeitung am N-Analizer und die Durchführung eines Teils der TN-Analysen.

Frau Hoeg, die mir am Mikroskop bei meinen ersten Schritten in die Welt der Cyanobakterien - Taxonomie zur Seite stand, möchte ich mich bedanken sowie bei Dr. Paul Zippel, der einen Teil der Phytoplanktonanalysen durchführte.

Für die Analytik der Toxinproben möchte ich mich bei Jutta Fastner, Birgit Wirsing, Dr. Christiane Bumke-Vogt, Dr. Rita Heinze, Dr. Uwe Neumann bedanken.

Für hilfreiche Diskussionen und Kritik möchte ich mich darüber hinaus bei Maria Kapfer, Dr. Jacqueline Rücker, Jutta Fastner, Dirk Bernds, Prof. Dr. Ekkehard Vareschi, Dr. Gerd-Peter Zauke, Dirk Bernds, Hartwig Krumbeck und Dr. Norbert Walz bedanken.

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich, die vorliegende Arbeit selbständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt zu haben.

Die Arbeit wurde bisher in gleicher oder ähnlicher Form keiner anderen Prüfungsbehörde vorgelegt und auch nicht veröffentlicht.

Berlin, 01.04.1999

Claudia Wiedner

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Claudia Wiedner
geboren am 12.09.1965 in Wiesbaden

Schulausbildung:

1972-1976 Grundschule in Niedernhausen
1976-1985 Gymnasium Oranienschule in Wiesbaden

Studium:

1986-1988 Biologie Grundstudium an der Johann Wolfgang
Goethe Universität in Frankfurt,
Vordiplom im September 1988
1988-1993 Biologie Hauptstudium an der Carl von Ossietzky Universität in
Oldenburg,
Thema der Diplomarbeit: Untersuchung der Filtrationsleistung
von *Daphnia pulex* mit Hilfe von Fluoreszenzpartikeln.
Diplom im Februar 1993

Tätigkeiten als Dipl. Biologin:

März 1993- Juni 1994 Freie Mitarbeiterin an der Carl von Ossietzky Universität in
Oldenburg:
Entwicklung einer Methode zur qualitativen und quantitativen
Untersuchung der Nahrungsaufnahmeraten bei
Makrozoobenthosorganismen.

Juni – Dezember 1994 Freie Mitarbeiterin am Niedersächsischen Landesamt für
Ökologie, Forschungsstelle Küste, Norderney:
Untersuchung zum Parasitenbefall der Miesmuschel (*Mytilus
edulis*) an der niedersächsischen Küste im Sommer 1994.

1995-1998 Wissenschaftliche Mitarbeiterin an der BTU-Cottbus, Lehrstuhl
Gewässerschutz, Bad Saarow:
Untersuchung zur Steuerung von toxischen und nicht-toxischen
Cyanobakterien in Ostbrandenburger Gewässern
unterschiedlicher Trophie und Hydrographie im Zuge der
reduzierten Belastung.